



ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÈTÉ

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
DIXIÈME SÉRIE
—
BOTANIQUE

COMPRENANT
L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME IX

PARIS
MASSON ET C^e, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADEMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1927

Droits de reproduction, de traduction et d'adaptation réservés.

ÉTUDE BIOLOGIQUE
DE
L'HYNUM TRIQUETRUM

RELATIONS ENTRE LA MORPHOLOGIE, LA PHYSIOLOGIE
ET L'ÉCOLOGIE
D'UNE ESPÈCE VÉGÉTALE

Par Lucien PLANTEFOL

PRÉPARATEUR AU COLLÈGE DE FRANCE

INTRODUCTION

Les recherches de l'école de Morphologie expérimentale ont établi l'importance de l'influence exercée par les conditions extérieures sur la forme des plantes. Elles ont eu recours à deux méthodes, dont le type est donné par les travaux de BONNIER, sur les plantes de plaine et de montagne : suivant la première, l'expérimentation culturale, conduisant une même espèce dans des milieux biologiques très différents, établit quelle est, sur la forme de ce végétal, l'action des facteurs externes, dont l'ensemble constitue un climat particulier. L'autre méthode rapproche les résultats obtenus par l'action d'un même climat sur des êtres d'aspect et de vie très différents. La première établit la variabilité des êtres ; la seconde, l'action morphogène caractéristique d'un climat. En même temps, des résultats indirects sont obtenus : des plantes dont les caractères différenciels semblaient suffisants pour qu'on y voie des espèces différentes apparaissent comme des variétés écologiques ou « formes de croissance » différentes d'une même espèce.

Le terme « formes de croissance » désigne les formes diverses sous lesquelles une espèce peut croître et continuer à croître dans les divers milieux qui lui sont offerts.

Le définir ainsi n'est pas inutile, car l'expérimentation humaine, qu'elle cherche à acclimater ou qu'elle use des milieux artificiels que fournit le laboratoire, crée des êtres anormaux, qui pourraient prêter à confusion. Un végétal vivace à bulbe ou à rhizome est par exemple transporté hors de la zone normale de végétation à une altitude la dépassant ; si l'écart n'est point trop fort, il vit, changeant progressivement d'apparence, usant progressivement des réserves qu'il ne peut réparer : il disparaît après un temps de dépérissement plus ou moins prolongé. Il n'a pas trouvé un état d'équilibre, une forme de croissance, dans le milieu nouveau. Dans d'autres cas, au contraire, un végétal vivace peut survivre à un essai d'acclimatation ; ses caractères morphologiques se modifient, sa taille et sa masse varient ; puis un équilibre se trouve atteint pour la forme, pour la taille et pour la masse. C'est la forme de croissance caractéristique du milieu nouveau qui est ainsi réalisée. Ne pourront mériter d'être appelées formes de croissance que celles qui, rencontrées dans la nature ou produites expérimentalement, présenteront cet équilibre d'entretien qui s'exprime dans la stabilité de tous les caractères.

La question des limites que peuvent atteindre ces variations (en donnant à ce mot son sens le plus large et en y comprenant toutes modifications présentées par une espèce) est directement liée à celle des formes de croissance. Mais toutes deux ne se confondent pas. Si nous faisons agir sur un végétal un facteur particulier, si nous supprimons la lumière par exemple, les caractères de l'étiolement apparaissent. L'allongement des entre-nœuds, la réduction des feuilles fournissent deux déterminations qui contribuent à faire connaître entre quelles limites, pour l'espèce, varient ces caractères. Mais le végétal est devenu pathologique. Le changement de milieu a modifié, et différemment pour chacune d'elles, l'activité des diverses fonctions. Les corrélations qui sont nécessaires entre elles ne sont pas satisfaites ; les anomalies

de la forme, de la masse, la mort qui est prochaine, traduisent ce manque d'adaptation. Si le facteur choisi était autre, et moins directement lié à la vie (teneur en sels du sol, température), les formes produites seraient autres; l'inadaptation fonctionnelle serait d'un autre type; la mort se produirait également. De nombreuses recherches sur la morphologie expérimentale ont ainsi déterminé les réactions temporaires, prémortelles de l'être vivant soumis à des conditions anomalies: la variation qui commence à se produire est une conséquence nécessaire de ces conditions; elle est possible un temps, parce que les réserves accumulées y fournissent d'abord; elle n'est pas réalisable, car elle ne peut se maintenir; elle use l'organisme et le conduit à la mort.

Parfois, au contraire, les conditions extérieures changées modifient l'être dans sa forme et dans son fonctionnement physiologique. Le jeu des corrélations fonctionnelles règle exactement l'équilibre qui doit régner dans l'organisme entre les différentes fonctions. La respiration, la transpiration étant augmentées, il faut corrélativement une augmentation des synthèses, de l'absorption de l'eau: la forme type n'y eût pas satisfait; elle se trouve modifiée; les fonctions s'équilibreront à nouveau; le jeu des échanges réalisés entre la plante et son milieu est le témoin des corrélations fonctionnelles rétablies: là où la plante dépérissait, on la disait « non adaptée au milieu », c'est-à-dire que, dans son milieu nouveau, ses fonctions n'étaient pas adaptées entre elles; lorsqu'elle survit en se modifiant dans sa forme, c'est la réadaptation des fonctions entre elles qu'on exprime en disant la plante « adaptée à son milieu ». Les formes de croissance d'une espèce sont des formes qui diffèrent du type parce que leurs fonctions sont adaptées entre elles pour des milieux différents du milieu type.

La recherche des formes de croissance des êtres peut être l'objet d'une expérimentation. Une partie de l'œuvre de MATRUCHOT fut ainsi consacrée à préciser les variations de forme et de structure que présentent les Cryptogames inférieurs selon les conditions du milieu. Pour les plantes

autotrophes aussi, l'expérimentation est possible, comme l'a montré M. le Professeur MOLLIARD en étudiant les actions morphogènes de substances organiques sur les plantes supérieures. Mais ce type d'expérimentation, susceptible d'ajouter des formes expérimentales de croissance aux formes existant dans la nature, est infiniment délicat. Dans les limites où la composition chimique du sol et les actions physiques du milieu naturel peuvent s'exercer sur la plante, on peut croire que toutes les formes biologiques qui sont viables sont représentées. La méthode la plus simple est donc de recueillir directement dans la nature les formes de croissance qui y apparaissent : la diversité des conditions réalisées est presque infinie : ici, le climat, par l'un au moins de ses éléments, agira comme facteur limitant du développement ; là, la vie sera possible pour la plante, et le climat, par certains de ses éléments, agira comme facteur morphogène déterminant l'apparition de telle ou telle forme de croissance.

* * *

C'est la considération de formes de croissance diverses qui est le point de départ de ce travail. J'ai constaté, en rassemblant le matériel nécessaire à des recherches de physiologie végétale, la variation de configuration que présente l'*Hypnum (Hylocomium) triquetrum L.*

J'ai comparé ces différentes formes écologiques et étudié sur elles la variation d'un certain nombre de caractères. J'ai résumé dans une première partie la description des formes de croissance à l'aide surtout de déterminations biométriques. J'ai mis en parallèle les conditions climatériques de diverses stations et les formes de croissance qui s'y développent, pour rechercher quels sont, parmi les facteurs climatériques à retenir, ceux qui sont susceptibles de déterminer l'adaptation ou de limiter la croissance.

Le rôle d'un de ces facteurs, l'eau, m'a paru essentiel. J'ai donc étudié la variation de l'eau considérée comme élément physico-chimique de la plante, les échanges d'eau qui peuvent

se produire entre la plante et son milieu. Le travail fait au laboratoire a servi d'introduction à la recherche des conditions d'hydratation réalisées dans la nature. Et, ce faisant, je me trouvais précisément mettre à l'épreuve en quelque sorte cette adaptation physiologique si particulière, si troublante pour l'esprit du biologiste, que constitue la reviviscence, puisque je déterminais dans quelles limites elle joue un rôle dans la biologie de la plante.

Comme il semble que l'adaptation morphologique soit rendue nécessaire par la variation des activités physiologiques, causée elle-même par celle des conditions du milieu, j'aurais voulu vérifier cette hypothèse par l'expérimentation appropriée, faite dans les stations naturelles. Je me suis borné à poursuivre au laboratoire l'étude de la variation des principales fonctions physiologiques avec la teneur en eau de la Mousse. Il semble logique d'admettre que les résultats obtenus sont valables pour la plante dans la nature.

Enfin j'ai terminé ce travail en mettant en relation les caractères écologiques de l'*H. triquetrum* avec ses caractères morphologiques et physiologiques.

On me reprochera peut-être d'avoir traité un sujet trop ample. J'ai été obligé, par sa nature même, d'effleurer seulement certaines questions qui eussent fourni, à elles seules, matière à un travail important. J'ai préféré tenter de situer l'un par rapport à l'autre une série de sujets dont j'ai déjà exposé certains avec plus de détails dans des mémoires que j'ai publiés soit en collaboration avec M. le Professeur André MAYER, soit seul.

Et d'ailleurs, pour pouvoir traiter quelques questions un peu plus à fond, il était nécessaire de réaliser ainsi un premier travail, de reconnaissance en quelque sorte, étendu plus en surface qu'en profondeur. Les Muscinaées ont fait surtout l'objet de recherches de Morphologie. Leur physiologie est encore mal connue, malgré les travaux anciens déjà de HABERLANDT, OLTMANNS, JÖNSSON, BASTIT, et ceux plus récents de VON SCHÖENAU, SERVETTAZ et PRINGSHEIM. Certains carac-

teres biologiques, comme la reviviscence, sont établis en fait, mais peu étudiés dans leur détail. On s'est plus occupé des adaptations des Mousses que des caractères physiologiques qui leur sont communs avec les autres plantes.

Je suis d'ailleurs plus tenté d'attacher un grand intérêt aux recherches qui poussent le plus loin possible la connaissance que l'on a d'une espèce. Un résultat obtenu sur l'un des êtres réactifs, très étudiés, le *Sterigmatocystis nigra*, la Levure de bière, a son intérêt multiplié parce qu'il entre tout de suite au milieu d'une masse de documents morphologiques et physiologiques, parce qu'il éclaire certains faits déjà connus et qu'il est éclairé par eux. Sur une autre espèce, il pourrait apparaître comme un fait d'exception, comme une anomalie.

Je ne méconnais pas, pour tout autant, l'importance, dans les études biologiques, de la Physiologie comparée. Elle est éminemment utile : parce qu'elle découvre les faits exagérés par rapport à la moyenne, exceptionnels en apparence, elle montre la diversité des types d'activité de la matière vivante. D'ailleurs, une des méthodes apporte une aide à l'autre. La connaissance de l'anaérobiose est une conquête de la Physiologie comparée ; elle a permis de comprendre bien des faits de la physiologie des aérobies. La physiologie d'une espèce montre de même, parce qu'elle leur donne toute leur valeur l'importance des résultats de la Physiologie comparée.

Il m'a semblé que, malgré la difficulté de la tâche et l'inconvénient que comporte sa dispersion, une étude un peu générale sur une Muscinée reviviscente fournirait peut-être un nouveau type biologique, commode pour certaines recherches. J'espère que le travail d'orientation que j'ai dû faire, puisqu'il m'était nécessaire pour approfondir davantage l'étude de certaines parties, ne demeurera pas inutile.

* *

Ce travail a été fait au laboratoire d'Histoire naturelle des Corps organisés, au Collège de France. M. le Professeur André MAYER a suivi jour par jour le développement de recherches pour certaines desquelles nous collaborions. Il a été pour moi

le maître le meilleur et le plus bienveillant et le guide le plus sûr. Qu'il veuille bien trouver dans ces lignes le témoignage de ma reconnaissance.

M. le Professeur MOLLIARD s'est intéressé à mes recherches. C'est sur son conseil que j'ai étudié en relation les caractères physiologiques et les caractères écologiques. C'est une partie de son œuvre qui m'a montré la valeur que présentent les recherches convergentes poursuivies sur un même objet. Enfin, il m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse. Je lui exprime toute ma gratitude.

Je remercie également M. le Professeur MANGIN, qui m'a permis de consulter les Collections du Muséum; M. le Professeur COSTANTIN, qui m'a grandement facilité la publication de ce travail, et M. le Professeur BLARINGHEM, qui m'a conservé le plus sympathique accueil au laboratoire de Botanique de l'École normale.

PREMIÈRE PARTIE

LES DIFFÉRENTES FORMES BIOLOGIQUES DE L'*HYPNUM TRIQUETRUM*

CHAPITRE PREMIER

GÉNÉRALITÉS

L'*H. triquetrum* L. présente diverses formes de croissance. Il y a entre elles cependant des liens si nets qu'aucun systématicien n'a jamais songé à décomposer l'espèce en variétés. A vrai dire, il existe bien, dans la *Muscologia britannica* de HOOKER et TAYLOR, 1^{re} édition (1818), l'indication d'un *H. triquetrum* β *minus*. Mais cette forme est ensuite séparée à juste titre de l'espèce sous le nom *Hypnum (Hylocomium) brevirostre* Ehr., et, dès la seconde édition de leur ouvrage (1827), les auteurs anglais reconnaissent leur erreur en terminant la description de l'*H. brevirostre* par ces mots : « Il est tout à fait distinct de l'*H. triquetrum*, auquel nous étions disposés à le réunir dans la première édition de cet ouvrage. » C'est par la contraction de la feuille avant le départ de la pointe foliaire impliquée par son nom, que ces auteurs distinguent l'*H. brevirostre*, ainsi d'ailleurs que par le caractère d'« enracinement » des rameaux latéraux, qui, fréquent chez l'*H. triquetrum*, ne se produit pas chez lui. Actuellement, cet *Hypnum* est caractérisé dans les clefs dichotomiques des flores par la présence sur la tige de paraphylles qui manquent chez l'*H. triquetrum*; on signale, en outre, une différence nette dans la longueur des nervures, ne dépassant pas le tiers de la feuille chez l'*H. brevirostre*, atteignant et dépassant, au moins pour l'une d'elles, la moitié du limbe chez l'*H. triquetrum*. Il apparaît donc nettement

qu'on a affaire là à deux espèces bien distinctes et d'autant plus que, les deux plantes ayant sensiblement les mêmes habitats, on ne peut songer à les considérer comme des formes de croissance différentes d'une même espèce.

Au contraire, l'*H. triquetrum* se présente sous des formes biologiques différentes ; normalement, il vit en colonies. Il est susceptible d'occuper totalement le sol sur lequel il se développe. On opposera à ces colonies « fermées » ou compactes des colonies « ouvertes » dans lesquelles il se trouve mêlé à d'autres végétaux, Mousses, Graminées, Lierre, etc...

Si l'on compare l'état d'une colonie donnée d'*H. triquetrum* pendant plusieurs années de suite, on se rend compte du fait que la forme sous laquelle se présente la colonie est *stable*, c'est-à-dire en équilibre avec les conditions du milieu, ou au contraire *instable*, l'équilibre avec les conditions du milieu n'étant pas encore réalisé. L'instabilité peut exprimer deux mouvements de sens contraire : développement ou régression de la colonie.

Le caractère de stabilité se vérifie presque toujours à propos des colonies fermées. Souvent aussi les colonies ouvertes sont stables : la masse végétale qui les constitue, la forme de croissance de leurs éléments demeurent semblables au cours de plusieurs années. De plus, la concurrence vitale qui pourrait *a priori* s'exercer entre les diverses espèces qui occupent le terrain ne vient pas modifier la proportion qui existe entre elles. Parfois le terrain n'est pas utilisé d'une façon complète ; le sol se voit à travers les Mousses et les herbes mêlées ; certes la croissance des Mousses et des herbes renouvelle d'un an à l'autre la masse végétale, mais sans augmenter la quantité.

A Saumur, en mai 1923, j'ai récolté sur 300 centimètres carrés du sol, sous bois, 2gr,47 secs d'*H. triquetrum*. L'année suivante, vers la même époque, à 30 centimètres de l'emplacement précédent, la même colonie a fourni 2gr,18 secs. La surface dépouillée l'année précédente s'était recouverte d'*H. triquetrum*, tandis que les herbes que je n'avais pas arrachées ne semblaient pas s'être développées d'une façon appréciable. Enfin, en 1925 (septembre), j'ai recueilli sur le premier emplacement 2gr,80 secs d'*H. triquetrum*. On peut donc dire qu'il y a

réellement un équilibre réglé par les conditions extérieures.

L'influence des conditions extérieures sur la stabilité des colonies se manifeste surtout par la réaction que détermine la variation expérimentale de ces conditions. Sous l'ombrage régulier de la forêt, les Mousses ont développé sur le sol leur nappe continue ; la coupe vient ; la modification de la lumière, de la chaleur, de l'humidité provoque d'abord le morcellement de la colonie ; la vie se réfugie ça et là dans de petites masses que favorisent des conditions locales, l'ombre d'une souche, l'existence d'un creux. Mais déjà des Graminées dont la lumière permet le développement paraissent, tandis que s'accentue le mouvement de régression de la colonie de Mousses. Inversement, alors que sur la coupe se dressent les rejets nés des souches, avec le développement de l'ombre qui prolonge les heures humides du jour, la Mousse reprend sa croissance et reconquiert peu à peu l'espace qu'elle avait occupé.

Il est essentiel, naturellement, de n'étudier comme formes biologiques, dans la pensée qu'on doit appeler ainsi des formes en équilibre avec le milieu où elles se développent, que celles qui, constituant des colonies ouvertes ou fermées, présentent la stabilité. Je me suis assuré de ce fait soit directement, parce que j'ai pu contrôler, pendant plusieurs années dans certains cas, l'état de développement de certaines stations, soit indirectement : il est souvent possible de vérifier que nulle modification récente, coupe, émondage, ébroussaillage, n'est venue troubler l'équilibre biologique de la station étudiée.

Les modes de la croissance et de la destruction de l'*H. triquetrum* déterminent la structure interne de ces colonies. Un brin comprend des parties d'âges divers, formées également d'une tige principale portant des rameaux latéraux différenciés : une partie verte terminale dressée, plus bas une partie où les feuilles sont jaunes ou brunes, puis, couchée sur le sol, une souche rougeâtre où demeurent des feuilles pourrissantes. La tige s'allonge par sa pointe. De plus, elle se ramifie ; les tiges secondaires ou rejets apparaissent en un point quelconque de l'axe principal plus ou moins loin de sa pointe et donnent, en se développant, de nouveaux axes prin-

ciaux. La plante perd ses feuilles, ses rameaux et se détruit par sa base. La stabilité exprime l'égalité de la croissance et de la destruction.

Dans les colonies fermées, la zone où la tige porte des feuilles brunissantes en voie d'humification est très importante. Les cellules du tissu foliaire sont vides. Cette partie brune qui forme la base de la colonie est morte. Au-dessus d'elle s'étend, importante aussi, une partie où les feuilles sont jaunâtres. Les cellules y renferment encore du protoplasme avec noyaux et corps chlorophylliens, mais le protoplasme paraît très fluide, et les chloroplastes sont petits, presque incolores. Dans cet état physiologique, l'activité est ralentie. Ce sont les conditions extérieures qui déterminent cet état : la partie décolorée, amenée à la lumière, si l'on ouvre la touffe, reverdit sur une certaine longueur ; elle mourrait par étiollement. Ainsi la touffe qui s'accroît par sa surface se détruit par sa base, gardant le contact avec le sol par la partie en voie de destruction sans qu'aucun lien physiologique semble d'ailleurs l'unir à lui.

Dans les colonies ouvertes, les processus d'étiollement ne se produisent pas ; les feuilles sont détruites quand leur activité physiologique s'est arrêtée, et les tiges deviennent des souches qui reposent sur le sol.

CHAPITRE II

DÉTERMINATIONS BIOMÉTRIQUES

J'ai étudié en détail un certain nombre de colonies stables d'*H. triquetrum*. Mon but était de distinguer les diverses formes de croissance et de rechercher leur déterminisme. Je ferai précéder la description des caractères morphologiques purement qualitatifs, par une étude quantitative portant sur quelques tests biométriques. Ils permettent de prendre une connaissance des caractères d'un fragment de Mousse, puis des caractères propres à la colonie étudiée ; enfin ils établissent quelles sont, pour ces caractères, les variations compatibles avec la vie.

I. — Déterminations globales.

A. La taille. — J'étudierai la taille d'abord. Certaines diagnoses de l'*H. triquetrum*, celles de SCHIMPER dans le *Synopsis*, de BROTHERUS dans le *Pflanzenfamilien*, ne donnent aucune indication à ce sujet. LIMPRICHT, dans le *Kryptogamenflora* de RABENHORST, indique 10 à 12 centimètres et plus ; l'abbé BOULAY et HUSNOT s'entendent sur les nombres de 15 à 20 centimètres. Que désignent ces valeurs ? La longueur exacte des tiges recueillies est sans signification ; car, dans une colonie fermée, un même brin d'*H. triquetrum* réunit des parties vivantes et des parties mortes.

LONGUEUR DE L'AXE GARNIE DE FEUILLES VERTES. — En fait, la taille des échantillons varie avec le mode de croissance, et les indications de taille sont très différentes suivant ce mode. La longueur de la partie de l'axe principal encore garnie de feuilles et de rameaux verts me semble une indication importante. Cette longueur peut atteindre les valeurs

indiquées par BOULAY pour quelques brins recueillis dans les colonies ouvertes. J'ai rencontré de tels développements en forêt de Compiègne, sur les bords ombragés de chemins de direction est-ouest. Mais cette longueur est d'ordinaire plus faible et ne dépasse guère en moyenne 9 à 10 centimètres. En étudiant tous les brins qui croissaient sur une surface donnée (station S₁, bois de Chênes, sol sec), j'ai recueilli pour chacune des longueurs indiquées les nombres d'axes suivants :

Nombre de centimètres ..	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10
Nombre de brins	1	7	18	11	7	4

Mais, d'autre part, sur ces axes principaux étaient fixés un certain nombre de rejets :

Nombre de centimètres.....	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5
Nombre de rejets	2	6	10	9	1

On voit qu'on a, dans un cas comme dans l'autre, affaire à une courbe de fréquence typique sensiblement symétrique par rapport à un maximum (fig. 1).

Sur un autre emplacement (station S₅, clairière parmi de jeunes Chênes dans un fond de vallon où parvient largement la lumière), j'ai recueilli, au milieu des Graminées qui couvraient le sol, une forme de croissance où la partie garnie de feuilles ou de rameaux verts comportait une longueur moindre encore.

Le lot étudié indique :

Longueur (cm.) ...	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-4,5	4,5-5
Nombre de tiges ..	2	17	18	15	7	3	2
Longueur (cm.)...	0,5-1	1-1,5	1,5-2				
Nombre de rejets,	29	38	13				

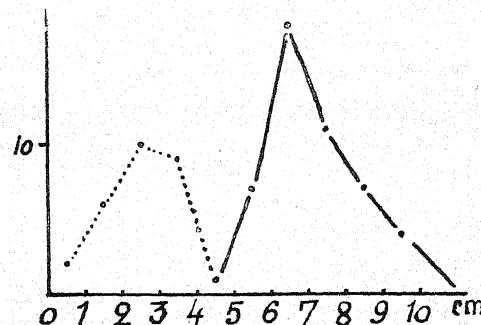


Fig. 1. — Courbe de fréquence des longueurs des axes garnis de feuilles vertes. — A droite, tige principale ; à gauche, rejets.

On voit que l'allure de la courbe est à peu près la même; les valeurs s'étaisent pour les tiges entre 1,5 et 5 centimètres. Le maximum de longueur des tiges portant feuilles et rameaux verts correspond à 2,5 à 3 centimètres seulement, moitié moins que dans le cas précédent.

La même détermination faite à l'occasion de colonies fermées conduit sensiblement aux mêmes résultats. Un lot recueilli en forêt de Fontainebleau le long de la route de la vallée de la Solle (station F₄) dans une hêtraie assez sombre a fourni les valeurs numériques suivantes :

Longueur (cm.).	3-3,5	3,5-4	4-4,5	4,5-5	5-5,5	5,5-6
Nombre de tiges.	1	10	17	9	3	1
Longueur (cm.).	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5	
Nombre de rejets.	1	1	2	1	1	

Voici les déterminations obtenues non loin de là à la limite du couvert, en un point qu'ombrage une partie de la journée le feuillage léger des Pins (station F₁) :

Nombre de centimètres ..	2-2,5	2,5-3	3-3,5	3,5-4	4-4,5
Nombre de tiges	2	10	28	14	6
Nombre de centimètres ..	1-1,5	1,5-2	2-2,5	2,5-3	3-3,5
Nombre de rejets	5	11	41	31	4

La comparaison de ces données peut montrer l'étendue de la variation dans chaque cas. Si l'on prend pour unité, dans chaque série, la valeur présentée par le plus grand nombre de brins, les variations extrêmes seront :

Lot S ₁ de 0,70 à 1,46, soit	0,76	} colonies ouvertes.
— S ₅ — 0,64 à 1,72, —	1,08	
— F ₄ — 0,77 à 1,35, —	0,58	} colonies fermées.
— F ₁ — 0,70 à 1,30, —	0,60	

La variation totale de la longueur des parties vertes est donc moindre dans les colonies fermées que dans les colonies ouvertes.

Ainsi la vie en colonies compactes apparaît comme régularisant la croissance et limitant la variation individuelle dont chacun des brins est susceptible : la concurrence entre les

divers éléments d'une même touffe régularise l'action exercée sur chacun d'eux par les facteurs externes et devient l'un des éléments essentiels qui définissent la forme de croissance.

ÉPAISSEUR DE LA COLONIE. — La même méthode peut être appliquée, non plus au brin, mais à la colonie. L'épaisseur de celle-ci est un élément de définition de la forme de croissance.

Épaisseur totale et épaisseur de la partie verte. — C'est ainsi que, pour quatre lots recueillis en montagne sur le bord d'une forêt de Sapins, L_7 et L_8 dans la prairie exposée au soleil à partir de seize heures en été, L_9 sous la première ligne des Sapins, L_{10} à 4^m,5 à l'intérieur de la forêt, les épaisseurs moyennes des touffes et de leur partie verte sont de :

	<u>L_7</u>	<u>L_8</u>	<u>L_9</u>	<u>L_{10}</u>	
Épaisseur totale...	50	60	95	45	millimètres.
Partie verte.....	30	30	32	45	—

On voit combien variable est, dans chaque cas, le rapport entre la partie verte assimilante et l'épaisseur totale de la masse de Mousses.

De même, sur le bord d'un sentier ombragé largement ouvert, de direction est-ouest, dans la partie calcaire de la forêt de Saint-Germain, une station d'*H. triquetrum* mélangée à des Graminées présente 45 millimètres d'épaisseur. A 50 centimètres de là, à l'abri d'un buisson d'Aubépine, le développement atteint 100 millimètres ; plus loin, la taille s'accroît jusqu'à arriver sous les premiers mètres d'un couvert d'Aubépine à 165 millimètres d'épaisseur. Quelques mètres encore plus loin, sous le taillis qui s'épaissit, la croissance est bien moindre ; la colonie fermée a fait place à une colonie ouverte, maigre, dont les brins épars ne s'élèvent en aucun point à plus de 40 millimètres au-dessus du sol. Mesure-t-on, au contraire, pour ces divers lots, l'épaisseur de la partie verte, on trouvera :

35 35 40 40 millimètres.

Elle est donc sensiblement égale dans ces diverses déterminations, malgré la différence qui existe entre les épaisseurs totales des divers lots.

Ces différences fournissent divers renseignements biologiques.

Dans les colonies fermées d'*H. triquetrum*, dont l'apparence extérieure et les caractéristiques biométriques qui l'expriment sont différentes, l'épaisseur verticale de la partie verte oscille entre 30 et 50 millimètres. Au delà, plus profondément dans la touffe, les feuilles ont perdu leur chlorophylle. Ainsi le type de la croissance se trouve réglé de telle sorte que c'est sensiblement dans le même espace que la lumière est efficace et maintient le verdissement des chloroplastes ; la forme des brins se fait autre, le mode de ramifications est changé et, malgré les différences d'intensité lumineuse, l'utilisation de la lumière est réalisée dans une zone de même épaisseur. La lumière apparaît donc ici comme le facteur qui détermine la forme de croissance, et le peu d'étendue de la variation en épaisseur de la partie verte montre comment une limitation est imposée au développement par la réaction du végétal aux conditions de lumière.

La partie brune. — De plus, l'existence, au-dessous de la partie vivante et verte, d'une masse végétale plus ou moins considérable, dont ne subsistent que les membranes cellulaires ou dans laquelle le protoplasme, devenu inactif puisque sans chlorophylle, dégénère peu à peu, exprime en quelque sorte l'intensité de la croissance au lieu considéré. La destruction des parties mortes, qui tient pour une part aux processus d'oxydation naturels, pour une part aux actions bactériennes, se poursuit sinon avec la même vitesse dans toutes les stations, du moins d'autant plus vite sans doute que les conditions réalisées sont favorisantes de la croissance. Les oxydations naturelles sont nécessairement plus actives en milieu humide, les actions bactériennes également, puisqu'on sait que la croissance des bactéries est impossible, lorsque la tension de vapeur du milieu s'abaisse au-dessous de 95 p. 100 de la saturation (WALTER, 1924). Il y a donc toutes causes de destruction plus rapide des parties mortes ou épuisées dans les milieux humides ; le fait que la masse de substance en voie d'humification est le plus considérable prouve que c'est là aussi que la croissance est le plus active.

Ainsi, la notion longueur du brin nous apparaît comme une notion de biométrique un peu artificielle. Il semble que soit préférable la notion de longueur de la partie verte, c'est-à-dire physiologiquement active. Mais celle-ci n'est pas proportionnelle à la luxuriance de la colonie. La partie verte est plus courte dans les colonies fermées où la croissance est intense que dans les colonies ouvertes dont les brins lâches peuvent rester vivants sur une grande longueur.

B. La masse. — L'une des caractéristiques essentielles du développement végétal que puisse déterminer la biométrique dans l'étude des formes est la masse de l'être étudié. Mais ici que peser ? L'individu ? La notion d'individualité est trop précaire dans ce groupe végétal. La colonie entière ? C'est souvent irréalisable. La limitation de l'épaisseur de la couche vivante a fait voir l'importance de la surface occupée. Il faut choisir une surface comme unité, prélever et peser toute la masse végétale portée par cette surface.

De plus, la colonie contenant des parties vivantes et des parties mortes, il est intéressant de les distinguer ; l'une des valeurs a une signification biologique directe, l'autre ne renseigne qu'indirectement sur la vitesse de la croissance et celle de la destruction des éléments morts.

TECHNIQUE. — Pour déterminer rigoureusement la surface à étudier, j'ai utilisé divers cadres de surface connue que je posais sur la touffe de mousse, circonférence faite d'un bout de corde à piano refermé sur lui-même, carré ou rectangle fait d'un solide fil de laiton plié. Les surfaces limitées par ces cadres sont comprises entre 100 et 300 centimètres carrés, le choix dépendant de l'homogénéité plus ou moins parfaite de la colonie et également de sa densité.

Le cadre étant posé sur la touffe de Mousse, je l'enfonçais légèrement au-dessous de sa surface, de manière à déterminer, d'après leurs sommets, lesquelles des tiges se trouvaient à l'intérieur, lesquelles à l'extérieur de l'espace à étudier ; écartant celles qui n'étaient pas dans le cadre, je dégageais le pourtour du cadre ; il restait une sorte de cylindre ou de

parallélépipède rectangle bien délimité, qu'il n'y avait plus qu'à détacher du sol.

C'est le poids sec qu'il s'agissait de déterminer, le poids d'eau étant essentiellement variable. Le lot de Mousse, rapporté au laboratoire, était débarrassé des corps étrangers, feuilles, brindilles... Je séparaïs l'une de l'autre les espèces de Mousses et, pour l'*H. triquetrum*, j'isolais les parties vertes des parties jaunes ou brunes. Les parties vertes étaient privées par lavage de la terre et des poussières qui pouvaient les souiller. Pour les parties brunes, je me suis abstenu de les nettoyer par l'eau dont un courant rapide entraîne aisément les feuilles partiellement décomposées.

Les divers lots ainsi constitués étaient soumis à un séchage rapide à l'air, puis en présence d'acide sulfurique, enfin, passés deux heures à l'étuve à 110°. Pour une série d'expériences faites hors de Paris, en l'absence de laboratoire, j'ai dû opérer autrement; les lots ainsi constitués étaient desséchés à l'air, puis laissés dans une pièce avec l'atmosphère de laquelle ils se mettaient en équilibre de tension de vapeur. Le poids de chacun d'eux étant pris, dans les conditions d'imbibition ainsi réalisées, j'en conservais quelques-uns pour déterminer expérimentalement la teneur en eau caractérisant cet état d'équilibre, de manière à faire subir à tous les autres la correction de poids nécessaire à la détermination du poids sec.

RÉSULTATS. — *Valeur de la méthode.* — Dans ces conditions, j'ai déterminé à diverses occasions sur deux ou trois échantillons à propos de colonies de types divers quelle est la régularité des renseignements qu'on peut obtenir.

TABLEAU I

	Expérience I. Colonie dense à l'ombre d'une hêtraie épaisse. (Fontainebleau).			Expérience II. Colonie dense à la lumière en bordure de la forêt (Lus-la- Croix-Haute).			Expérience III Colonie ouverte sous un couvert léger, sol sec (Saumur).		Expérience IV Colonie ouverte sous un couvert léger (Royan).	
N° des lots ..	F_4	F_5	F_6	L_1	L_2	L_3	S_1	S_2	R_1	R_2
Partie verte..	2,81	2,75	2,48	3,10	2,71	3,22	0,66	0,92	0,85	1,12
Partie brune.	1,65	1,80	2,00	1,995	1,26	1,80	0,70	0,78	0,14	0,20

On voit que la précision de ces mesures est supérieure même à ce qu'il était permis d'espérer, en ce qui concerne les colonies denses. Pour la partie verte, l'écart le plus fort est, dans le premier cas, de 0,20 par rapport à une moyenne de 2,68, soit 7,5 p. 100; dans le second cas, de 0,33 par rapport à une moyenne de 3,04, soit de 11 p. 100. Il y a donc vraiment une forme d'équilibre réalisant l'action des conditions externes avec une précision semblable à celle qu'on est fondé à attendre des lois biologiques. La partie brune subit des variations plus grandes. Les écarts les plus forts par rapport aux moyennes sont : 10 p. 100 dans le premier cas, 25 p. 100 dans le second.

En ce qui concerne les colonies ouvertes, la régularité dans les valeurs trouvées est beaucoup moins grande. Ces valeurs expriment certes les résultats de l'action exercée par les facteurs externes sur la croissance; mais, lorsque les conditions sont devenues moins favorables au développement de la plante, les plus faibles variations des conditions suffisent à produire des différences assez fortes de la masse végétale formée. C'est, d'autre part, dans de tels cas que les variations sans causes apparentes, le hasard, apparaissent surtout.

TABLEAU II

POIDS DES MOUSSES RÉCOLTÉES RAPPORTÉS A 100 CM².

Origine et date.	N° du lot.	Poids des parties vertes.	Poids total.	Poids d'autres Mousses.
<i>Fontainebleau.</i> (Octobre 1924.)				
Route de la vallée de la Solle.....	F ₁ F ₂ F ₃ F ₄	2,00 2,38 1,22 1,03	5,55 4,43 2,99 2,72	0,41 0,33 » »
(Mai 1925).				
Ventes Bouchard.....	F ₅	0,92	2,09	1,50
Rocher Saint-Germain	F ₆	2,28	4,35	0,20
Route de Melun	F ₇	1,47	2,32	0,84
Vallée de la Solle	F ₈ F ₉ F ₁₀	2,81 2,75 2,48	4,44 4,56 4,48	» » »
<i>Achères.</i> (Juin 1925.).....	A ₁ A ₂ A ₃	0,87 2,14 1,90	1,25 3,00 3,66	0,52 0,70 0,29
<i>Saumur.</i> (Septembre 1924.)	S ₁ S ₂ S ₃	0,66 0,92 1,10	1,37 1,70 2,48	0,92 1,18 0,93
<i>Lus-la-Croix-Haute.</i> (Août 1925.).....	L ₁ L ₂ L ₃ L ₄ L ₅ L ₆ L ₇ L ₈ L ₉ L ₁₀	3,10 2,71 3,22 2,36 2,81 2,88 2,70 2,23 3,57 1,74	5,09 3,97 5,02 3,24 6,49 9,12 4,43 4,27 8,04 3,53	0,16 0,21 » 2,44 » » 0,29 1,21 0,23 0,18
<i>Royan.</i> (Septembre 1923.)	R ₁ R ₂	0,85 1,12	0,99 1,32	1,20 1,60
(A Suzac.).....	R ₃	2,90	6,40	»
(A La Font.).....	R ₄	2,41	6,51	»

Des résultats numériques contenus dans ce tableau, complétés d'ailleurs par diverses observations n'ayant pas fait l'objet d'une analyse aussi précise, se dégagent les faits suivants :

a. *Poids total d'« H. triquetrum » par 100 centimètres carrés.* — 1^o Il y a une variation importante : j'ai pu rencontrer des colonies d'*H. triquetrum* nettement caractérisées où la masse séchée varie pour 100 centimètres carrés entre 9gr,12 et 0gr,99, soit de 10 à 1 environ.

2^o Ce poids total n'est pas en relation simple avec la situation géographique du lieu considéré. D'une manière générale pourtant les stations rencontrées dans le bassin parisien, à Saumur et sur les bords de l'Océan, ont fourni des valeurs maximales un peu moindres que celles rencontrées en montagne. C'est ainsi que les moyennes de 10 déterminations obtenues dans des conditions assez comparables (recherche des colonies : 1^o les plus denses ; 2^o moyennes ; 3^o les moins denses), à Fontainebleau et en montagne (1 000 à 1 200 mètres), sont respectivement de 3,79 et 5,32.

3^o La variation des valeurs obtenues pour une même station montre l'importance des conditions locales, celles-ci devant être définies pour un tout petit espace; par exemple une distance de 1 mètre sépare les prélèvements A₁ et A₂ faits à Achères et appartenant à une même colonie. Mais le point A₂ se trouve protégé immédiatement par un écran de 1^m,5 de haut formé par un buisson d'Aubépine ; le point A₁ est 1 mètre en avant ; l'un correspondait au maximum de densité de la colonie, l'autre évoque les croissances réalisées dans l'auréole formée par la colonie ouverte stable, mais plus diffuse, qui entoure la colonie dense et passe progressivement à elle.

4^o Les valeurs minima auxquelles s'abaisse la masse d'*H. triquetrum* développée sur 100 centimètres carrés ont été 0gr,99, 1gr,25, 1gr,32 et 1gr,37.

z. On remarquera toutefois que, dans ces cas, d'autres Mousses étaient mêlées à lui, formant respectivement 55, 29, 32 et 40 p. 100 du poids total de Mousses diverses recueillies sur les 100 centimètres carrés considérés. Celui-ci était donc 2,19, 1,77, 1,92, 2,99, soit environ 2 grammes par 100 centi-

mètres carrés. Il semble que l'*H. triquetrum* ne puisse exister en un milieu où ne se développent pas au moins 2 grammes de Mousse par 100 centimètres carrés. A ce point de vue, d'autres espèces sont bien moins exigeantes : l'*H. purum*, par exemple, croît encore sur le sable ou sur les aiguilles de Pins en colonies continues, où le poids s'abaisse à 1 gramme par 100 centimètres carrés.

b. L'*H. triquetrum* ne pousse jamais seul, lorsque le poids des Mousses se trouve abaissé à 2 grammes ; mais le rapport de son poids au poids total des Mousses demeure alors assez important : il semble qu'il lui faille disparaître, s'il est clairsemé au point de former moins de 40 p. 100 de la masse de Mousses, ce que l'on vérifie d'ailleurs également à propos des colonies développées dans des conditions plus favorables, atteignant, par suite, un poids bien supérieur.

c. L'*H. purum* forme avec l'*H. triquetrum* une sorte d'association. C'est lui qui d'ordinaire se mêle à ses colonies peu épaisses et entre en concurrence avec lui pour l'occupation du terrain. C'est, d'autre part, lui qui, installé avant l'*H. triquetrum* sur les terrains où les conditions de vie sont précaires, lui permet de s'y établir et de s'y développer au moins sous une forme fruste.

b. *Poids des parties vertes*. — Lui aussi, ce poids est variable, beaucoup moins pourtant que le poids total des Mousses. Il présente un maximum légèrement supérieur à 3 grammes (3^{gr}, 10, 3^{gr}, 22, 3^{gr}, 57). Ces valeurs ont été obtenues en montagne, où d'ailleurs la moyenne est nettement plus forte qu'en plaine. Pour 10 déterminations à Lus-la-Croix-Haute : 2^{gr}, 73 ; à Fontainebleau, 1^{gr}, 93. Elle s'abaisse rarement au-dessous de 2 grammes dans les colonies fermées. Deux valeurs à peine supérieures à 1 gramme (Fontainebleau), 1^{gr}, 74 déterminé pour un lot à Lus-la-Croix-Haute, correspondent à des colonies développées les premières dans une hêtraie sombre, la dernière sous les couverts d'une jeune forêt de Sapins en plantation serrée.

c. *Poids des parties jaunes ou brunes*. — Il est tout à fait variable. C'est encore en montagne que sont rencontrées les valeurs les plus fortes. Dans les cas de colonies ouvertes et très peu denses, les feuilles disparaissent presque aussitôt mortes.

Pour les deux lots recueillis à Royan, il demeure sur les axes au-dessus d'une partie dénudée des moignons de feuilles qui ont été amputées de leurs pointes ; c'est là sans doute une action du sable des dunes entraîné par le vent.

C. **La densité biologique.** — On peut passer de l'étude du poids par unité de surface du sol à celle de la densité par rapport au volume occupé, puisque nous avons vu que l'épaisseur de la couche verte à la surface de la colonie de Mousses est régulière et constitue une caractéristique locale. Le calcul a été fait pour une série d'échantillons. Les résultats figurent dans le tableau III.

TABLEAU III

Origine.	N° du lot.	Hauteur de la partie verte (cm.).	Poids de la partie verte.	Poids par 100 cm ³ .
<i>Fontainebleau</i>	F ₁	3,5	2,00	0,57
	F ₂	3,2	2,38	0,74
	F ₃	4,5	1,22	0,27
	F ₄	4,0	1,03	0,25
<i>Fontainebleau</i>	F ₅	3,0	0,92	0,30
	F ₆	3,3	2,28	0,69
	F ₇	4,5	1,47	0,33
	F ₈	6,5	2,81	0,43
<i>Achères</i>	A ₁	3,5	0,87	0,25
	A ₂	3,5	2,14	0,61
	A ₃	4,0	1,90	0,47
<i>Lus-la-Croix-Haute</i> ...	L ₇	3,0	2,70	0,90
	L ₈	3,0	2,23	0,74
	L ₉	3,2	3,57	1,11
	L ₁₀	4,5	1,74	0,39

Les résultats sont les suivants :

La densité biologique de l'*H. triquetrum* est variable. La valeur maxima est de 1gr,11 pour 100 centimètres cubes.

La valeur minima est de 0gr,25 par 100 centimètres cubes, soit de trois à quatre fois moins. Cette valeur minima a été obtenue dans deux séries de conditions différentes :

1. Les déterminations 3 et 4, à Fontainebleau, correspondent

à une colonie développée dans l'ombre d'une hêtraie épaisse avec le minimum de lumière tolérable pour l'*H. triquetrum*; ça et là, sous des arbres où l'obscurité devenait plus profonde, la Mousse disparaissait totalement. C'est donc, en somme, la densité minima lorsque la lumière joue le rôle de facteur limitant la croissance.

2. La valeur 0,25 a encore été obtenue à Achères, par exemple, dans des conditions d'exposition toutes différentes. Ce n'est point la lumière qui fait défaut, mais l'humidité. Le facteur qui limite la croissance est donc tout autre que précédemment; le type de croissance est donc aussi tout différent. Nous retrouvons la même valeur minimale. Elle semble être caractéristique pour cette espèce vivant en colonie au même titre que la taille pour une espèce dont les individus croissent isolément. Les conditions compatibles avec la vie ont pour effet de faire occuper l'espace par une quantité de matière vivante qui oscille nécessairement entre un maximum et un minimum fixes.

Si cette notion présente un intérêt, elle doit être susceptible de généralisation. Nous verrons plus loin comment elle contribue à expliquer, par des raisons physiques et physiologiques, les caractères biologiques de l'espèce. Des déterminations analogues, faites sur d'autres espèces de Mousses, ont montré que, pour certaines d'entre elles, les conditions sont toutes différentes. L'*H. purum*, par exemple, oscille entre 0,60 et 1,20 par 100 centimètres cubes, l'*H. cupressiforme* entre 2,4 et 4, le *Dicranum scoparium* entre 1,75 et 2,50.

II. — Déterminations analytiques. — La ramification.

A. Analyse qualitative. — Les variations essentielles présentées par l'*H. triquetrum* portent sur la ramification de la tige.

1. TIGE PRINCIPALE ET BOURGEON TERMINAL (Pl. I). — Cette tige est verticale; sa croissance exprime, le plus souvent, un géotropisme négatif très fort. L'extrémité supérieure, toutefois, se différencie nettement du reste de la tige. L'axe est formé de tissus mous; l'anneau sclérisé qui donne à la tige

cette rigidité souvent citée comme caractère spécifique ne s'est pas encore développé, et la tige demeure molle ; les cellules extérieures sont riches en corps chlorophylliens, et l'on ne trouve pas encore le pigment rouge qui viendra colorer la tige adulte. Cette zone verte de la tige se termine par le bourgeon. Il y a là, insérée sur une longueur de 2 à 3 millimètres, une quarantaine de feuilles environ, qui devront occuper dans la plante adulte, après élongation de la tige, de 10 à 16 millimètres de long. Les feuilles inférieures ont à peu près terminé leur développement avant que s'accélère et s'achève celui de la tige. Elles sont donc serrées les unes contre les autres au sommet de la tige, formant une petite masse dense d'où sortent leurs pointes orientées régulièrement suivant les rayons d'une sphère. Les feuilles supérieures dont la croissance n'est pas achevée sont encore plaquées l'une sur l'autre et constituent le bourgeon proprement dit, qui enveloppe et prolonge l'extrémité même de la tige. Celle-ci s'infléchit d'ailleurs un peu : un certain plagiotropisme rejette sur le côté, et généralement suivant un angle voisin de 45° par rapport à la verticale, le sommet de l'axe de la tige.

2. RAMEAUX LATÉRAUX. — Les rameaux latéraux qui se détachent de l'axe principal en sont nettement différenciés. Ils sont plus grêles que celui-ci et portent des feuilles plus petites et plus papilleuses. Mais c'est surtout par leur orientation et par leur forme qu'ils sont caractérisés. Les rameaux latéraux, normalement plagiotropes, se détachent de l'axe à peu près à angle droit avec lui. Sont-ils tout jeunes, quoique déjà visibles hors de la gaine constituée autour de la tige principale par les feuilles qu'elle porte, ils apparaissent comme un petit bourgeon formé de feuilles étroitement plaquées l'une sur l'autre en une masse fusiforme. Celle-ci atteint 2 mm, 5 de long environ ; les feuilles les plus externes commencent à s'écarter. En même temps le développement du point végétatif, et surtout de la zone qui lui est sous-jacente, détermine l'allongement du rameau latéral, le long duquel les feuilles, parvenues à leur taille, se trouvent peu à peu espacées, tandis que l'extrémité conserve longtemps son aspect « obtus » par suite de la production de feuilles nouvelles dans le

bourgeon. Cette extrémité, bien que LIMPRICHT la dise « étalée en forme d'étoile comme l'extrémité des tiges », diffère d'ailleurs très nettement de celle de l'axe principal, et les bourgeons terminaux des ramifications latérales ne sauraient être confondus avec le bourgeon axial. Pendant cette première phase de développement du rameau latéral, l'orientation en est plagiotrope; mais, pendant une seconde phase, l'allongement se poursuivant, l'extrémité s'étire rapidement; des feuilles de plus en plus petites, presque perpendiculaires au rameau, se trouvent largement espacées, et l'ensemble se termine par un flagelle grêle aux feuilles minuscules. Cette dernière partie de la croissance s'est accompagnée d'une modification de l'orientation : dirigée vers le sol, l'extrémité du rameau est douée d'un géotropisme positif et se prolonge, si elle rencontre quelque point d'appui, terre ou feuilles mortes, par un pinceau brunâtre de sortes de rhizoides, fortement cramponnés à leur substratum.

Ainsi sont toujours nettement différenciées par leurs caractères extérieurs les ramifications latérales et les tiges principales. Mais nous savons que les tiges principales, en même temps qu'elles s'accroissent par leur extrémité, peuvent donner naissance à des tiges secondaires que leur évolution rendra semblables à celles qui les ont portées.

3. LES BOURGEONS. — Rameaux latéraux et tiges secondaires ne dérivent d'ailleurs pas de bourgeons différents. Dans la masse du bourgeon terminal d'une tige principale, on peut voir, entre les feuilles encore très jeunes, apparaître à très courte distance du sommet l'ébauche d'un bourgeon latéral; sur une coupe transversale, il est formé, comme pour la plupart des Mousses, de feuilles en forme de calottes hémisphériques emboitées les unes dans les autres. Il est resserré entre une feuille à laquelle il est sous-jacent et une feuille inférieure. Sa croissance l'amène, tandis que l'intervalle entre deux feuilles superposées ou segment foliaire s'allonge et que l'anneau scléreux se développe dans la tige, à prendre une forme ovale allongée suivant l'axe de la tige : la croissance intercalaire a eu lieu surtout à la base du segment, dont le bourgeon est séparé, tandis qu'il demeure au voisinage immé-

diat de la feuille au-dessous de laquelle il est né. La formule phyllotaxique pour l'*H. triquetrum* est, si l'on néglige la torsion terminale, 2:3. La feuille qui, sur la spirale phyllotaxique, précède immédiatement celle dont le segment est l'origine d'un bourgeon, vient au contact du bourgeon par son bord gauche, environ à mi-hauteur du bourgeon. La feuille antérieure vient en contact avec le bourgeon par son bord droit et juste à la base du bourgeon. C'est donc très nettement dans le tiers supérieur du segment foliaire, immédiatement au-dessus de la feuille qui commande ce segment, que demeure localisé le bourgeon (fig. 2). On voit donc qu'il y a là un troisième type de ramification à ajouter aux deux types déjà distingués par SCHÖNAU pour les Mousses feuillées : chez les *Mnium*, le bourgeon est à la base du segment foliaire ; chez les *Fontinalis*, à mi-hauteur ; chez l'*H. triquetrum*, il est au sommet du segment foliaire.

Ainsi formé, le bourgeon peut demeurer le long de la tige à l'état dormant ou, arrivé à une distance variable du sommet, se développer. Rien ne présage, dans le bourgeon dormant, celle des diverses formes qu'il manifestera, s'il croît. Il porte en lui des potentialités diverses : il peut devenir rameau latéral, tige secondaire ou même rameau sexuel portant archégones ou anthéridies.

Lorsqu'un bourgeon dormant se développe pour donner une tige secondaire, il se distingue de suite des rameaux latéraux ; son orientation traduit un orthotropisme négatif comme celui de la tige ; l'extrémité de la pousse, caractérisée par la présence d'un pompon de feuilles aux pointes orientées suivant

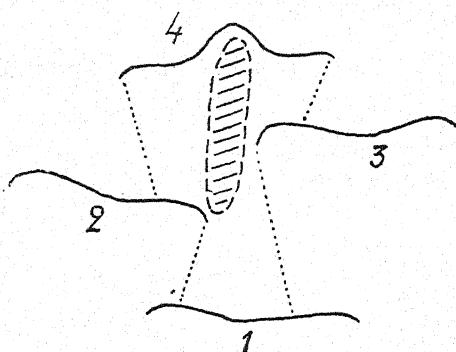


Fig. 2. — Figure semi-schématique représentant le segment foliaire de l'*H. triquetrum*. — 1, 2, 3, 4, feuilles successives ; en hachures, le bourgeon dormant dans le segment foliaire de la feuille 4.

les rayons d'une sphère, manifeste également un léger plagiotropisme. En quelque point qu'elle se développe sur la tige principale qui la porte, la tige nouvelle est donc aisément reconnaissable.

B. Analyse biométrique. — 1. TESTS GRAVIMÉTRIQUES. — On peut donc séparer ce qui, dans la masse d'un lot donné, correspond aux tiges principales ou aux rameaux latéraux.

TABLEAU IV

Origine et date.	N° du lot.	Poids des tiges vertes.	Poids des ramifications latérales.	P. 100 du total.
<i>Fontainebleau.</i> (Octobre 1924).....	F ₁	1,59	0,40	20,5
	F ₂	1,58	0,80	33,5
	F ₃	0,72	0,50	41
	F ₄	0,68	0,35	34
<i>Saumur.</i> (Septembre 1924)	S ₁	0,43	0,23	35
	S ₃	0,75	0,35	32
	S ₅	0,60	0,30	33,5
<i>Lus-la-Croix-Haute.</i> (Août 1925)	L ₄	1,42	0,87	37
	L ₅	1,91	0,90	32
	L ₆	1,71	1,17	41
	L ₇	1,56	1,12	42
	L ₈	1,33	0,89	40
	L ₉	2,68	0,87	25
	L ₁₀	1,07	0,65	38,5
<i>Royan.</i> (Août 1923).....	(1)	1,69	0,31	18,5
	(1)	"	"	34

Le poids des tiges vertes est toujours inférieur au poids total de la partie verte : il y a toujours des rameaux latéraux.

Le poids des tiges vertes demeure inférieur à 2 grammes pour 100 centimètres carrés et se trouve généralement compris entre 1 et 2 grammes. Les valeurs extrêmes que j'ai rencontrées pour des colonies nettement caractérisées d'*H. tri-*

(1) Ces valeurs ont été obtenues non pour un lot correspondant à 100 centimètres carrés prélevé sur place, mais sur un lot recueilli pour étude morphologique et dont je ne connais point la surface qu'il occupait.

quetrum, c'est-à-dire mêlées de peu d'éléments étrangers, sont 0^{gr},43 (colonie ouverte, sous-bois sec) et 2^{gr},68 (colonie fermée, en bordure de la forêt, vallon humide en montagne), soit une variation de 1 à 6. Le poids des rameaux latéraux varie de 0^{gr},23 à 1^{gr},17, soit de 1 à 5 environ. L'amplitude de la variation est donc sensiblement la même.

La proportion de rameaux p. 100 du total est assez variable. La valeur moyenne est de 34,5 p. 100. Elle s'élève jusqu'à 50 p. 100 et s'abaisse à 20 p. 100.

Développement axial et ramification latérale chez les Musciniées. — Il est intéressant de noter comment les limites entre lesquelles se produisent ces variations classent l'espèce étudiée par rapport aux autres Musciniées.

Certaines formes manifestent dans leur croissance une tendance très forte à la ramification et présentent, comme l'*H. triquetrum*, un axe principal sur lequel s'insèrent des rameaux latéraux. Ceux qui méritent seuls ce nom diffèrent le plus souvent de l'axe principal par des caractères morphologiques nets (forme des feuilles, paraphylles...) ; mais leur caractère principal est leur croissance limitée. Qu'on ait affaire à des Mousses à croissance orthotrope telles que l'*H. (Climacium) dendroides*, *H. (Hylocomium) squarrosum* ou à des Mousses à croissance plagiotrope, *H. (Isothecium) purum*, *H. (Hylocomium) splendens*, *H. (Ptilium) molluscum*, l'importance relative des rameaux latéraux est variable. Chaque espèce est caractérisée par un indice qui lui est propre. Certaines, comme les *Ptilium*, comme la forme type de l'*H. splendens*, constituent par leurs rameaux latéraux la part principale de leur masse. L'*H. triquetrum*, pour lequel le rapport (ramification : poids total) est faible, occupe donc une position moyenne entre ce premier groupe, formé surtout d'Hypnacées, c'est-à-dire de Mousses Pleurocarpes, et celui que constituent la majorité des Acrocarpes. Chez celles-ci, les rameaux latéraux ne sont pas en général comparables à ceux de l'*H. triquetrum*, mais à ses rejets, à ses innovations qui multiplient le nombre des tiges verticales : tel est le cas chez le *Dicranum* par exemple. Et pourtant, dans diverses espèces d'Acrocarpes, on voit parfois paraître de véritables rameaux latéraux différenciés.

Mais c'est seulement lorsque les conditions normales d'existence et de croissance sont bouleversées, à la suite de traumatismes (par exemple chez les Polytrics, après la formation de galles par l'action d'Anguillules), ou même dans les conditions biologiques normales, après l'arrêt de croissance de l'axe principal qui suit la formation des organes reproducteurs (comme chez les *Mnium undulatum*). La morphologie de ces espèces est donc plus simple, mais en apparence seulement, puisqu'elles ont en elles, à l'état latent, cette aptitude à la ramification latérale qui trouve son expression la plus frappante dans le caractère fourni par l'emplacement des organes reproducteurs, permettant la division des Mousses en Pleurocarpes et Acrocarpes.

Mais, dans tous les cas, le développement des rameaux latéraux exprime le jeu des corrélations qui relient le bourgeon terminal de l'axe aux bourgeons latéraux; il existe une sorte d'équilibre entre les diverses tendances qui déterminent l'épanouissement de l'individu végétal à travers l'espace où il se développe.

Cet équilibre caractérise la forme de croissance. Disparue l'une des portions de l'organisme qui règlent ces corrélations, d'autres le plus souvent modifient leur forme pour rétablir, restaurer l'équilibre ainsi détruit. Si, chez l'*H. triquetrum*, on supprime la pointe de la tige principale, on assiste au développement d'un bourgeon dormant qui restaure un nouvel axe principal. D'autre part, la pointe d'un rameau latéral, encore en voie de croissance, étant cassée, on peut voir se développer sur ce rameau tronqué, latéralement, à peu de distance de la section, une et même plusieurs ramifications secondaires, ce qui ne se produit pas sur la plante normale. Enfin la culture d'un rameau latéral d'*H. triquetrum*, dont la croissance était limitée tant qu'il n'était point détaché de la tige principale qui le portait, permet de restaurer une tige principale, ce qui ne se fût jamais produit à ses dépens, après décapitation de l'axe principal qui le portait, car alors se trouvaient auprès de lui, susceptibles de croître, des bourgeons dormants moins différenciés nécessairement. Ainsi, tout comme les rapports de opposition, les rapports de masse existant entre les diverses

parties d'un individu apparaissent comme essentiels dans la détermination de la forme.

Mais les corrélations qui déterminent la forme végétale sont influençables par l'action des facteurs externes, puisque cette action peut produire de profondes modifications de forme. En ce qui concerne le rapport entre le poids des ramifications latérales et celui des axes principaux pour l'*H. triquetrum*, les études de morphologie expérimentale n'ont pas fait connaître jusqu'à ce jour dans quelles limites il pouvait être modifié. Mais des expériences nombreuses (GÖBEL, von SCHÖNAU) ont été faites sur des formes à ramifications latérales plus importantes encore, telles que l'*H. splendens*; les pousses étiolées ne se ramifient pas; la décapitation fait apparaître une nouvelle pousse due au développement d'un bourgeon dormant et qui, reprenant la direction de la première, ne se ramifie pas non plus. Ainsi se trouve, sous l'action de facteurs externes, complètement changé le rapport entre les masses des axes principaux et des rameaux latéraux. Là encore, c'est une possibilité momentanée de croissance à la connaissance de laquelle conduit la morphologie expérimentale. On ne rencontre point, dans la nature, de forme de croissance correspondant à cette possibilité. Parfois, sous un tapis de feuilles mortes, les tiges de l'*H. splendens* s'allongent quelque peu sans se ramifier. Mais ou la Mousse meurt, ou les feuilles disparaissent, et la Mousse retrouve sa forme normale. De même, les études de MAHEU sur la flore souterraine de France n'y signalent aucune forme spéciale pour l'*H. splendens*. Cet auteur ne rencontre l'*H. splendens* dans aucune des cavernes dont il étudie pourtant toute la flore; mais les seuls échantillons qu'il en recueille ne se développent « qu'à l'entrée des cavités, où ils peuvent demeurer absolument normaux ». Ainsi, il y a lieu de distinguer entre les limites qui sont celles de la variation possible, seule expérimentalement déterminable, et celles de la variation viable, qui se restreint aux formes rencontrées dans la nature.

Je n'ai pas cherché à déterminer les limites des variations possibles pour l'*H. triquetrum*. Mais, déjà dans la nature, on rencontre, lorsque l'action des facteurs externes se trouve

poussée à l'extrême, des formes qui ne sont plus viables. Sous l'action du déficit de lumière, par exemple, on trouve, dans les bois ombreux, sous la voûte des Hêtres, des stations au milieu desquelles certains brins et surtout des rejets s'allongent; pas de ramification; la tige s'amincit; les feuilles diminuent de taille; le bourgeon terminal n'est composé que d'un petit nombre de feuilles minuscules. Ce sont des brins étiolés, dont le développement a commencé avant le printemps, tandis que la lumière n'était point arrêtée par les frondaisons et qui, disparaissant avec les conditions plus dures réalisées par l'été, ramèneront la colonie de Mousses à sa forme de croissance caractéristique, tant pour le nombre de ses éléments que pour leur mode de ramification.

2. TESTS DE NUMÉRATION. — Aux tests gravimétriques, la méthode biométrique joint d'ordinaire des tests de numération. J'ai soumis également à cette analyse un certain nombre d'échantillons, déterminant le nombre d'axes principaux, ramifications latérales (assez développées pour être dénombrables) et rejets secondaires des tiges portées par la partie verte de la Mousse recueillie sur 100 centimètres carrés.

TABLEAU V

Origine et date.	Désignation du lot.	Poids de la partie verte (100 cm ²).	Nombre total d'axes verticaux.	Nombre d'axes principaux.	Nombre de rejets.	Nombre de ramifications latérales.
<i>Fontainebleau.</i> (Sept. 1924)..	F ₁	2	152	60	92	828
	F ₂	2,38	129	76	53	1 048
	F ₃	1,22	63	52	11	420
	F ₄	1,03	47	41	6	496
<i>Saumur.</i> (Sept. 1924)..	S ₁	0,66	26	15	9	312
	S ₅	0,60	144	64	80	202
<i>Lus-la-Cr.-Hte.</i> (Août 1925)..	L ₇	2,70	126	86	40	858
	L ₈	2,23	116	83	33	780
	L ₉	3,57	140	57	83	747
	L ₁₀	1,74	68	64	4	719

On voit que :

Le nombre des axes principaux varie entre 150 (colonie dense, forme de grande lumière, alternatives d'humidité et de sécheresse) et 47 (espacement des brins, forme d'ombre humide). Les valeurs inférieures correspondent à des colonies ouvertes.

Le nombre de rejets porté par axe principal est variable. La série F_1 , F_4 montre que le type d'emplacement exposé (plus lumineux et d'humidité très variable, F_1) détermine une abondante production de rejets et que le nombre de ceux-ci diminue (de même que le nombre des tiges principales d'ailleurs), lorsque la lumière baisse et que les conditions d'humidité deviennent plus uniformes.

Le nombre des tiges principales et des rejets ne peut demeurer sensiblement constant en un point donné que par suite d'arrêts de croissance : dans la partie inférieure, brunie de la touffe, on retrouve, pour les échantillons F_1 et L_9 , une grande quantité d'axes verticaux dont la croissance s'est arrêtée, la colonie ayant reformé un plan nouveau au-dessus d'eux par développement d'un petit nombre seulement d'axes principaux ou de rejets.

Le nombre des rameaux latéraux par unité de surface varie assez largement (de 1 048 à 202 par 100 centimètres carrés pour les lots étudiés à ce point de vue). Le nombre de rameaux latéraux rapporté au nombre des axes principaux marque une variation bien plus grande, de 0,7 par axe pour un lot recueilli à Royan (station sèche et lumineuse) à 12,4 (colonie ouverte dans un bois sec et peu éclairé). Si l'on veut considérer comme unité le brin que détache la section de la tige principale au point où vers le bas ses feuilles cessent d'être vertes, voici quel est par brin le nombre de rejets et d'axes latéraux :

TABLEAU VI

Origine.	Désignation du lot.	Nombre par brin	
		de rejets.	de rameaux latéraux.
<i>Fontainebleau</i>	<i>F</i> ₁	1,5	13,8
	<i>F</i> ₂	0,7	13,8
	<i>F</i> ₃	0,2	8,0
	<i>F</i> ₄	0,1	12,0
<i>Saumur</i>	<i>S</i> ₁	0,6	20,7
	<i>S</i> ₅	1,2	3,6
<i>Lus-la-Croix-Haute</i>	<i>L</i> ₇	0,5	10,0
	<i>L</i> ₈	0,4	9,5
	<i>L</i> ₉	1,5	13,1
	<i>L</i> ₁₀	0,1	11,3

Les échantillons *F*₁ et *L*₉ se correspondent exactement ; dans la série continue de *L*₇ à *L*₁₀, la forme *L*₉ exprime pour le brin le maximum de luxuriance. En rapprochant du résultat du tableau précédent, on voit qu'on a à la fois le plus fort poids de la masse verte provenant de 100 centimètres carrés et le plus grand nombre de rameaux latéraux et de rejets pour un seul brin.

Comparaison des moyennes et des dénombremens analytiques. — Les données biométriques ainsi recueillies sur la ramification sont des moyennes. J'ai recherché quelle était, pour un certain nombre de lots, la composition exacte de chaque lot en comptant combien de brins portaient un certain nombre de rameaux latéraux, par exemple de 0 à 2, de 3 à 5, de 6 à 8...

Voici les résultats obtenus pour deux lots récoltés à la fin de septembre dans la forêt de Fontainebleau (vallée de la Solle) sur un versant orienté vers le nord (emplacement *F*₃). Ils sont prélevés à 50 centimètres l'un de l'autre dans un espace où l'*H. triquetrum* forme la seule végétation recouvrant le sol à l'ombre d'un large Hêtre.

TABLEAU VII

Nombre de ramifications.	Nombre de tiges recueillies.	
	Lot I.	Lot II.
0-2	3	2
3-5	14	11
6-8	33	39
9-11	13	18
12-14	»	1

1^o Toutes les tiges n'ont pas rigoureusement le même mode de ramification. Soumises sensiblement aux mêmes actions extérieures, elles montrent, par les différences qu'elles présentent, que la ramification est un caractère fluctuant, soit qu'il n'y ait pas identité d'origine, identité dans la grandeur et le sens des actions exercées par les facteurs externes, soit qu'il existe une certaine latitude dans le déterminisme de la forme.

2^o La courbe représentant le nombre de tiges portant un nombre donné de ramifications est une courbe régulière du type normal des courbes de fréquence sensiblement symétriques par rapport à un maximum correspondant au nombre moyen.

3^o La courbe obtenue en étudiant une surface de 100 cm² est susceptible de mettre en évidence avec assez de rigueur les caractéristiques de la ramification réalisée sur le territoire étudié, puisque deux lots voisins recueillis sur ce même territoire, c'est-à-dire soumis aux mêmes déterminismes généraux, présentent deux courbes très analogues.

4^o Les résultats ainsi obtenus contrôlent et légitiment l'emploi précédemment fait des moyennes (8 rameaux latéraux par brin, alors que le maximum de fréquence est ici 6-8).

Mais les résultats d'une telle détermination sont souvent modifiés par suite de la présence des rejets. Parfois ceux-ci se distinguent très nettement des axes principaux par leur nombre de rameaux latéraux (lot S₁) ; parfois, au contraire, leur nombre est tel et leur état de croissance tellement

régulièrement échelonné qu'on ne saurait dire où s'arrête ce qui méritera le nom de rejet ou celui de tige principale. Si l'on compte comme tige tout axe dont l'extrémité présente la forme décrite plus haut, voici, par exemple, les résultats relatifs à deux lots provenant de l'emplacement S_1 (300 cm^2) et de l'emplacement L_9 (100 cm^2).

TABLEAU VIII

Nombre de ramifications.	Nombre de tiges.	
	Lot S_1 .	Lot L_9 .
0-2	30	47
3-5	4	33
6-8	7	27
9-11	1	18
12-14	5	10
15-17	10	5
18-20	7	"
21-23	5	"
24-26	3	"
27-29	4	"
30-32	4	"
33-35	2	"

Dans la colonne S_1 , la partie marquée d'une accolade correspond aux rejets. Dans le lot L_9 , rien de semblable ne peut être distingué. La continuité ou discontinuité des courbes établies ici exprime exactement la même modification biologique que la distinction absolue ou l'apparition de formes intermédiaires entre les rameaux latéraux et les rejets.

Ainsi la variation du nombre des rameaux latéraux est bien moins grande pour les colonies fermées que pour les colonies ouvertes. D'une part, le type de croissance y est beaucoup plus strictement défini. D'autre part, cette limitation est produite en restreignant le développement de chaque individu.

3. TESTS DE MENSURATION. — La longueur des rameaux latéraux varie également. Sur un brin, vers la pointe de l'axe, les bourgeons apparus de très bonne heure ne se développent réellement qu'à une certaine distance du sommet. Les ra-

meaux qui en proviennent atteignent une longueur d'autant plus grande que leur distance au sommet est plus grande. Puis, à une certaine distance, le maximum se trouve atteint et, pour les rameaux plus anciens, la longueur varie comme un caractère fluctuant.

Le caractère susceptible de définir le mieux les rameaux latéraux dans une station donnée sera donc celui qu'offre la longueur moyenne des rameaux latéraux adultes. Les résultats obtenus pour divers lots figurent ci-dessous.

TABLEAU IX

Numéros des lots.	Longueur (en mm.).
F_1	17
F_2	18
F_3	26
F_4	17
S_1	29
S_5	19
L_7	24
L_8	26
L_9	25
L_{10}	18

On voit que cette longueur moyenne des rameaux latéraux développés varie de 17 à 29, soit des deux cinquièmes.

Cette moyenne est du reste un peu artificielle par suite des conditions réalisées au cours des saisons. C'est ce que montre, par exemple, le schéma 3 établi pour un brin du lot S_1 , en supposant la tige rigoureusement droite et les rameaux latéraux implantés tous du même côté et perpendiculaires à l'axe. La partie inférieure de la tige, où les rameaux latéraux sont indiqués seulement en pointillé, est couverte de feuilles jaunies ou brunies et, dans toute cette région, seuls quelques brins latéraux demeurent encore un peu verts ; au-dessus, au contraire, se développe jusqu'à la pointe toute la pousse garnie de feuilles caulinaires vertes et de rameaux latéraux verts également. La partie inférieure dépourvue de rameaux latéraux, celle dans laquelle les rameaux prennent peu à peu une élongation plus grande, correspond à la poussée de la

fin de l'automne et de l'hiver; la portion suivante comprenant toute la série des pousses latérales allongées (de 26 à 35 millimètres) exprime la croissance du printemps et du début de l'été, période pluvieuse pendant laquelle l'eau ne fait point

défaut à la plante; puis vient une nouvelle période pour laquelle, adultes en septembre, tous les rameaux ont de 15 à 17 millimètres de longueur. C'est la pousse de la période chaude, mais surtout sèche, qui limite par manque d'eau la croissance des rameaux latéraux. Enfin, l'extrémité de la tige est garnie de rameaux non encore développés, dont la taille décroît avec la distance à la pointe.

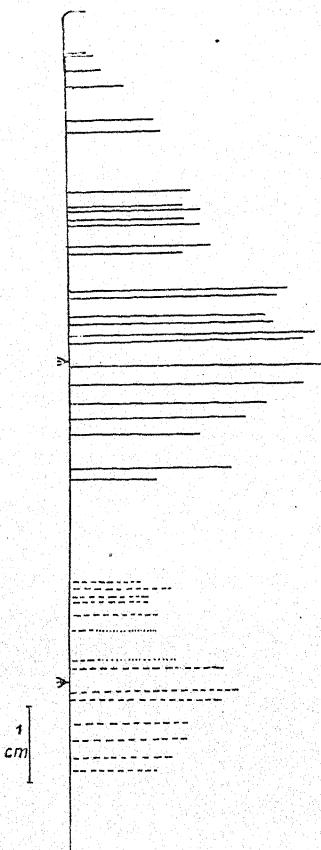


Fig. 3. — Schéma montrant les longueurs et la répartition des rameaux latéraux sur l'axe, dans la forme type. A gauche, deux rameaux à anthéridies.

principales. Là encore, la méthode biométrique peut fournir diverses évaluations numériques.

► a. *Espacement des rameaux sur la tige.* — La densité des rameaux, c'est-à-dire leur nombre pour une longueur donnée, est limitée à 6 au maximum, par centimètre de tige, pour les formes moyennes ; elle s'élève à 8 et même 10 ou 12 pour

4. ORGANISATION RELATIVE DES DIVERSES PARTIES. — Les nombres, masses et dimensions des axes principaux, des rejets et des rameaux latéraux ne suffisent pas à déterminer la variation morphologique et, par suite, à fournir les éléments biométriques nécessaires à la définition des diverses formes de croissance. L'étude de la ramifications comprend un dernier caractère : l'organisation relative des diverses parties, l'agencement des rameaux et rejets le long des tiges principales.

des formes trapues et très ramifiées développées à l'humidité et à la grande lumière. Le nombre des rameaux s'abaisse parfois à 2 et même 1 par centimètre courant chez les formes d'ombre, moins même chez les formes étiolées. Chez les formes

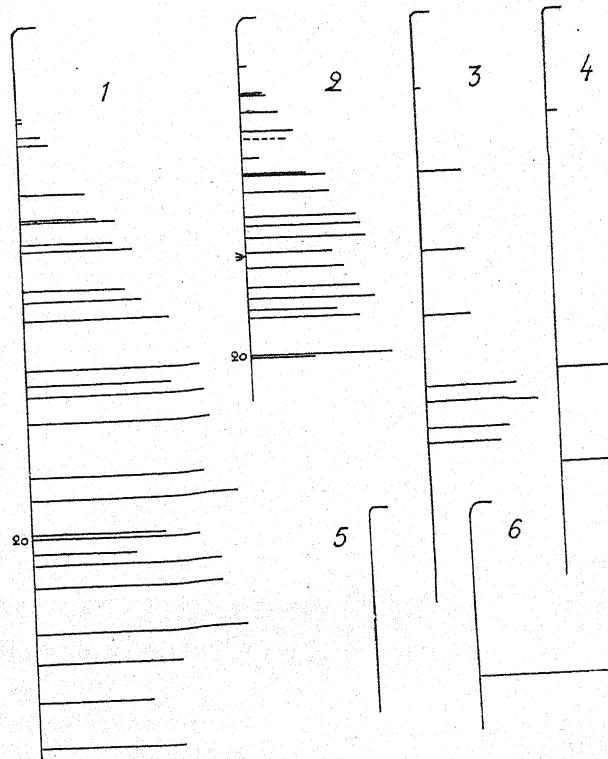


Fig. 4. — Schéma montrant les caractères de la ramifications pour divers types de croissance. — 1, forme de clarté faible ; 2, forme de grande lumière ; 3 et 4, formes d'ombre ; 5 et 6, formes de station claire et sèche.

de lumière dont les stations sont sèches, la ramifications est aussi fort peu dense.

La distance qui sépare les rameaux successifs est un caractère qui n'a rien de fixe. Jamais deux rameaux ne se trouvent exactement à la même hauteur sur la tige, ce qui tient à leur mode d'insertion au-dessous d'une feuille, chaque segment foliaire n'étant jamais chez l'*H. triquetrum*, au contraire de ce qui se passe chez *Fontinalis antipyretica*, citée par von SCHÖENAU, que l'origine d'un seul rameau.

Il est assez fréquent, par contre, que deux rameaux soient

insérés au-dessous de deux feuilles qui se suivent le long de la spirale phyllotaxique. Ils atteignent alors d'ordinaire la même longueur à 1 à 2 millimètres près. Le nombre relativement restreint de bourgeons dormants qu'on trouve le long de la tige laisse supposer qu'il y a peut-être une action des facteurs externes d'abord sur l'apparition de ces bourgeons dormants, puis sur leur développement.

Nous avons vu comment l'action des facteurs externes se marque sur la longueur des rameaux latéraux. Elle se marque également sur la distance des rameaux successifs. Leur nombre par centimètre n'est pas régulier le long d'une tige. On trouvera, par exemple, sur le brin 1 de la figure 4, par centimètre à partir du sommet, les nombres de rameaux suivants :

0, 4, 5, 3, 4, 3, 2, 4, 3, 2.

Parfois, le long de la tige, une longueur considérable n'est occupée par aucun rameau, qu'un écran de feuilles mortes soit venu couvrir la Mousse ou, comme c'est très net pour certaines colonies, que l'allongement de l'axe sans développement de rameaux latéraux soit dû à l'action du déficit d'eau. Une périodicité de l'activité physiologique s'exprime pour certaines formes, dont l'*H. splendens* par exemple, par le développement d'étages successifs. Pour l'*H. triquetrum*, le groupement périodique des rameaux traduit l'alternance des périodes de croissance intense ou ralenti.

b. *Distance séparant du sommet le premier rameau.* — Un autre trait de la ramification, qu'on peut traduire en nombres, est la distance qui sépare du sommet le premier rameau latéral perceptible à l'œil nu. Elle est variable avec le type de croissance considéré.

Pour une série de brins appartenant aux mêmes colonies développées à Fontainebleau, les valeurs obtenues sont les suivantes :

Forme de soleil (F_1)... 8 ; 5 ; 5,5 ; 9 ; 7 ; 5 ; 7 ; 6 ; 5,5. Moyenne : 6,5.

Forme d'ombre (F_3)... 11 ; 11 ; 10 ; 10,5 ; 10,5 ; 7 ; 9 ; 10. — 10.

S'agit-il de formes recueillies dans des stations plus sombres encore, la distance à laquelle apparaissent les premiers bour-

geons augmente jusqu'à devenir parfois égale à 20 millimètres et plus, au moins, pour quelques brins. S'agit-il, au contraire, de formes de stations plus ensoleillées et plus sèches, la distance du premier rameau au sommet s'allonge aussi et, pour une série de rameaux provenant de la station de Royan (sèche et lumineuse), elle est de :

> 22 ; 15; 17; > 23 ; 15; 8; 19; > 25 ; > 19 .

Ainsi l'action de deux types extrêmes de climat local sur la même espèce végétale détermine, au point de vue de la ramification, deux modifications de même sens. L'action de la station sèche apparaît toutefois plus intense, puisque, la longueur du brin étant toujours plus petite que pour le type, en station sèche et lumineuse, plus grande en station humide et sombre, le premier bourgeon est proportionnellement bien plus proche encore du sommet dans les formes de grande ombre que dans les formes de lumière.

c. *Distance séparant du sommet le premier rejet.* — On peut également déterminer la distance minima à partir du sommet à laquelle puisse naître une ramifications reconnaissable comme axe vertical. Elle est variable avec les lots que l'on considère :

F ₁	8 ; 9 ; 11 ; 11 ; 13 ; 14 ; 14 ; 18.	Moyenne : 12,2
F ₂	10 ; 11 ; 12 ; 12 ; 12 ; 12 ; 15 ; 15.	— 12,3
F ₃	25 ; 27 ; 33 ; 34 ; 40 ; 46 ;	— 34,2
F ₄	32 ; 38 ; 38 ; 45 ; 50 ; 54 ;	— 42,4

D'autre part, dans le lot S₅, les distances rencontrées ont été :

5,5 ; 6 ; 7 ; 9 ; 9 ; 14. Moyenne : 8.

Cette distance est une caractéristique assez nette de chaque lot. Elle présente un intérêt en raison de la relation déjà rappelée entre le développement possible d'une tige secondaire et la présence du bourgeon terminal de l'axe principal. La régénération d'un nouvel axe vertical se fait après décapitation d'une tige par développement d'un bourgeon dormant situé au voisinage de la section. Ce développement exprime une potentialité de la partie de la Mousse qui lui a donné

naissance : la pointe de l'axe exerçait par sa présence un rôle inhibiteur sur le développement du bourgeon dormant. Ce développement n'aurait pu se produire que plus tard seulement, la croissance ayant porté le sommet de l'axe principal à une distance suffisante du bourgeon dormant. La distance qui sépare la pointe de l'axe du rameau nouvellement développé peut donc exprimer, en quelque sorte en grandeur, l'inhibition exercée par le bourgeon terminal de l'axe vertical.

Dans la série F_1-F_4 , où la lumière décroît progressivement, presque également faible pour F_1 et F_2 , cette inhibition est beaucoup plus forte dans F_3 et surtout F_4 , qui, sous l'ombre de la hêtraie, correspond à peu près aux conditions minima de lumière tolérables l'été pour l'*H. triquetrum*.

CONCLUSIONS. — Tels sont les résultats de l'étude biométrique sur les caractères de masses, de dimensions et d'organisation présentées par les divers éléments qui constituent l'*H. triquetrum*. Ils ne suffisent pas naturellement à définir des formes de croissance différentes. Ils montrent simplement entre quelles limites varient les divers caractères. Leur comparaison établit que la variation des masses rapportées à l'unité de surface du sol, qui est ici l'unité biologique naturelle, est relativement faible. Au contraire, la variation de formes des éléments de la colonie, telle qu'elle peut déjà s'exprimer dans les déterminations biométriques que j'ai choisies, présente des limites infiniment plus distantes.

Les variations des divers tests ont été déterminées successivement sans chercher à établir un rapport entre elles ; cette méthode analytique doit être complétée par une synthèse qui donnera, en relation avec leur milieu, la description des divers types de croissance de l'*H. triquetrum*.

CHAPITRE III

LES FORMES DE CROISSANCE DE L'*HYPNUM TRIQUETRUM*.

A. Forme type. — On peut distinguer pour l'*H. triquetrum* une forme type (Pl. I, 1, 2 et 3), correspondant à des conditions écologiques moyennes, en ce qui concerne surtout la lumière et l'humidité. Les tiges feuillées, qui forment la masse la plus importante du végétal (0,65), sont verticales, rigides, rougeâtres une certaine distance à partir du sommet. Elles portent des rameaux simples orientés tout autour de l'axe, mais sensiblement horizontaux au début de leur croissance. Ils présentent alors une terminaison obtuse ; leur croissance se poursuivant, ces rameaux s'allongent en un flagelle grêle généralement recourbé vers le sol. La distance séparant du sommet les premiers bourgeons ou rameaux est assez grande (8 à 10 millimètres) ; les rameaux sont peu abondants, en moyenne 2-4 par centimètre d'axe ; ils gagnent lentement en longueur et n'arrivent à leur élévation totale qu'assez loin du sommet de la tige ; leur longueur moyenne ne dépasse guère alors 25 millimètres. Ainsi faite, la plante est mince, élancée, légère ; elle s'inscrit dans une courbe formant à son sommet un angle aigu.

La croissance est assez rapide ; elle se marque dans la forme de la plante par l'allongement de l'axe au-dessus du dernier bourgeon et par la persistance, au-dessous de la partie vivante et verte de la Mousse, d'une quantité assez considérable de feuilles et d'axes formant, sous la colonie, une matière en voie d'humification. L'épaisseur de la partie verte atteint de 4 à 8 centimètres ; l'épaisseur totale peut être 10 à 12 centimètres. Le poids des parties vivantes par 100 centimètres

carrés est voisin de 2 grammes et par 100 centimètres cubes de 0gr,5 à 0gr,6.

Sur le sol, cette forme se développe en colonies assez lâches, quoique fermées ; ces colonies donnent asile à d'autres espèces végétales, Mousses et Hépatiques, telles que *Lophocolea bidentata*. Elles sont, d'autre part, d'un vert très intense. On les trouve dans les sous-bois clairs, à l'ombre des Chênes par exemple, en des points où l'humidité ne manque pas. Le sol au-dessus duquel elles se développent contient d'ordinaire un peu d'humus, qui conserve même pendant l'été une humidité suffisante.

B. Formes développées à une forte humidité. — 1. FORME DE CROISSANCE N° 1. — En des points différant de la station type par une humidité plus forte, une lumière plus intense, se développent des formes luxuriantes (Pl. II, 6), auxquelles appartient la plupart des grands échantillons figurant dans l'Herbier Général de France au Muséum.

La tige est très longue, dressée, pouvant atteindre jusqu'à 24 centimètres. Elle est rouge presque à partir du sommet, puis très rapidement noirâtre. Elle porte de nombreux rameaux, en moyenne 6 à 8 par centimètre d'axe, toujours simples, parfois très longs, puisqu'ils atteignent jusqu'à 50 millimètres. La grande majorité des rameaux latéraux sont plus ou moins redressés au-dessus de l'horizontale, d'autant plus d'ailleurs qu'ils s'insèrent plus près du sommet de la tige. Les premiers sont visibles à 5 à 6 millimètres du sommet. Leur allongement est précoce, si bien qu'ils se trouvent parvenir sensiblement à la même hauteur que la pointe de l'axe; aussi peut-on inscrire le brin de Mousse dans son ensemble à l'intérieur d'une courbe terminée par un angle obtus. Ce développement important des rameaux abaisse à 0,59 le rapport entre le poids des tiges principales et le poids total de la plante. Au-dessous de la partie verte de la plante qui se limite d'ordinaire aux 6 ou 7 centimètres à partir du sommet, et souvent à une longueur moindre, on trouve une longueur égale environ de l'axe portant des feuilles caulinaires et des rameaux partiellement décolorés. Même dans

cette partie, on ne peut constater une orientation positive-ment géotropique aussi intense que celle présentée par l'extrémité des rameaux de la région moyenne dans le type. Enfin, au-dessous, s'étendant jusqu'au substratum, se trouve une partie considérable en voie d'humification, qui témoigne, par sa présence, de l'intensité de croissance de la colonie considérée. La masse par 100 centimètres carrés est impor-tante (voisine de 3 grammes). La masse par 100 centimètres cubes est de 0^{gr},6 à 0^{gr},8. La colonie est dense en sur-face, presque absolument fermée aux espèces végétales étran-gères. Elle n'est point comme le type d'un vert moyen, un peu bleuté, mais d'un vert clair où le jaune domine.

On trouve de telles colonies en des points où la lumière est vive, en général en bordure des bois. Pour que leur dévelloppe-ment soit possible, il faut que le soleil direct, qui semble né-cessaire à la réalisation de ces formes, n'y atteigne pas aux heures chaudes et que l'insolation ne dure pas longtemps. Il faut, d'autre part, que le ravitaillement en eau soit impor-tant, c'est-à-dire surtout que les rosées soient fortes. La situa-tion en bordure des bois est favorable à ce point de vue : on sait que, parce qu'il diminue le rayonnement nocturne des corps placés au-dessous de lui, le moindre abri diminue ou supprime la rosée. D'autre part, un faible mouvement de l'air augmente l'importance de celle-ci, car une brise légère, renou-velant lentement les couches d'air au contact du corps rayon-nant, entraîne l'atmosphère déjà déchargée d'une partie de sa vapeur d'eau au contact des plantes et amène à ce contact de nouvelles couches plus humides : un tel mouvement de l'air est possible sur le bord des bois. Ces deux motifs font la rosée plus forte à la limite extérieure des bois que sous l'abri des arbres. Ils favorisent donc le développement de la Mousse. Mais toutes les orées des bois ne sont pas de ce point de vue équivalentes. Celles qui sont exposées au sud offrent en géné-ral un trop grand nombre d'heures d'insolation. La rosée dis-parait de trop bonne heure pour que la croissance puisse être active. Ce sont donc les lisières d'orientation nord-ouest, nord et même est qui sont les plus favorables à ce mode de déve-loppement.

2. FORME DE CROISSANCE N° 2. — Sur les lisières nord-est et est, plus loin des derniers arbres, en des points que leur orientation et surtout la pente du terrain exposent à la lumière et à une insolation plus forte, les Mousses sortent du bois et recouvrent des espaces assez grands, mêlées ça et là de Graminées, ça et là croissant en colonies absolument fermées. L'humidité est abondante encore; le dépôt de rosée est, au matin, plus considérable peut-être que juste à la lisière, mais sous l'action de la lumière diffuse, puis plus tard sous les rayons de soleil qui atteint la colonie aux heures chaudes encore, l'eau retenue par la surface de la touffe se vaporise et disparaît.

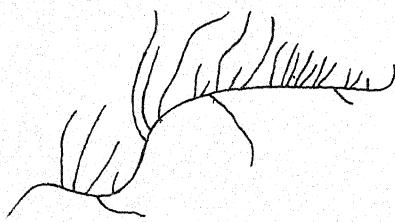


Fig. 5. — L'axe principal et les rameaux secondaires et rejets d'un échantillon de la forme 2. On distingue deux étages successifs de croissance. A gauche, ramifications dont la croissance s'est arrêtée et, qui, dans la touffe, se sont décolorées.

dans les formes précédentes ; elles portent une masse de rameaux latéraux et de tiges secondaires ; ainsi buissonnantes, pressées les unes contre les autres, elles ne sauraient conserver l'orthotropisme parfait du type. D'ailleurs, leur croissance est toute différente des cas précédents. Les axes principaux excessivement ramifiés, puisqu'ils ne forment plus que 0,35 du poids total, s'allongent peu. Ils portent jusqu'à 10 à 12 rameaux ou rejets latéraux par centimètre de longueur. Rouges presque jusqu'à la base du bourgeon terminal, d'un noir mat à très peu de distance du sommet, ils développent leurs bourgeons en grand nombre et de fort bonne heure, les premiers à 3 ou 4 millimètres de la pointe ; les rameaux latéraux ont une tendance à se redresser jusqu'à la verticale. Un nombre considérable de ramifications croissent parfois en tiges secondaires qui entourent

La colonie d'*H. triquetrum* donne encore dans ces stations la sensation de luxuriance : elle est épaisse, de 8 à 12 centimètres, et paraît très serrée à l'égal de celles des *Dicranum*, par exemple. Les tiges (Pl. I, 5) sont moins droites, moins rigides que

le pompon terminal de l'axe de toute une série d'autres pompons plus petits. Ainsi fait, chaque brin de Mousse se trouve à sa partie supérieure inscrit dans un cône très surbaissé, et la surface de la colonie est sensiblement plane. Bien plutôt jaunâtre et parfois olivâtre que verte, elle présente une couche vivante et assimilante qui ne dépasse jamais 4 centimètres et se limite parfois à 2 ou 3 centimètres. Au-dessous, où l'humidité, maintenue dans le feuillage des brins, demeure abondante, existe une zone épaisse en voie d'humification. La croissance, moins rapide que dans les formes luxuriantes développées à une lumière moindre, est cependant active pendant le printemps et les mois chauds. Le poids de la partie verte dépasse 2 grammes par 100 centimètres carrés ; la densité biologique varie de 0,6 à 1.

Cette forme de croissance, qu'on peut rencontrer en des points convenablement choisis à la lisière des bois; dans la forêt de Fontainebleau par exemple, est très fréquente en montagne, dans les prairies qui bordent les forêts, et dont l'exposition est nord ou nord-est. Elle semble, d'autre part, devoir être assez caractéristique des rares stations qu'offre l'*H. triquetrum* dans la région méditerranéenne. En effet, des deux échantillons recueillis en Corse, figurant dans l'Herbier de France au Muséum, l'un correspond d'une façon très nette à ce type à végétation très ramifiée, l'autre se présente comme intermédiaire entre cette forme et la forme n° 4, beaucoup plus fruste.

3. FORME DE CROISSANCE n° 3. — Une humidité abondante donne, lorsqu'elle s'allie à une lumière faible, une forme (Pl. II, 7) qui se trouve alors presque seule à croître sur le tapis de feuilles mortes. Un brin isolé apparaît long, mince, sans rejets, presque sans ramifications. La tige raidie, tendue par un orthotropisme négatif absolument strict, est plus ou moins épaisse, verte sur une assez grande longueur (1 centimètre et plus à partir du sommet). Les premiers rameaux latéraux développés sont situés loin du sommet (12 à 20 millimètres) sur la partie rougie de la tige. Ils sont courts et, après un bref trajet horizontal, expriment brusquement l'action intense d'une force positivement géotropique. Ils sont

d'ailleurs peu nombreux (0 à 4 par centimètre), si bien que les tiges principales forment environ 0,70 du poids total.

Ainsi fait un brin présente nécessairement une silhouette très grêle, qui n'est presque qu'une simple ligne. Les rameaux latéraux élargissent à peine cette silhouette, à mi-hauteur environ de la tige. Feuilles des rameaux latéraux et feuilles caulinaires sont d'un vert intense, l'épaisseur de la partie vivante, assimilant, atteignant dans la touffe parfois jusqu'à 6 à 7 centimètres. Au-dessous, l'axe se poursuit, garni des feuilles décolorées, et bientôt dénudé par suite de l'humification que favorise la station humide. Les plantes sont groupées en colonies dont l'épaisseur atteint une douzaine de centimètres. Mais les brins demeurent espacés et presque indépendants les uns des autres, ne s'enchevêtrent point en un feutrage comme nous l'avons vu pour les formes de lumière. La croissance rapide est toute d'un jet, toute en hauteur : la plante présente les caractères essentiels de l'étiollement partiel. La taille de la colonie, qui est assez élevée, manifeste une fausse luxuriance qui s'exprime dans le poids de matière sèche correspondant à la partie verte de la plante, pour une surface de 100 centimètres carrés : il est de 1 gramme environ, c'est-à-dire à peu près de même ordre qu'il est dans les stations les moins humides et les mieux éclairées où le développement soit encore possible. Le poids par 100 centimètres cubes s'abaisse aux plus faibles valeurs que j'ai rencontrées, soit 0^{gr},25.

Une telle forme de croissance se rencontre un peu dans toutes les régions en forêt, lorsque l'éclairage est suffisamment réduit par un couvert dense. Les sous-bois de Hêtres réalisent assez fréquemment de telles conditions (Vallée de la Solle, par exemple, en forêt de Fontainebleau, versant orienté au nord) ; on trouve également l'*H. triquetrum* développé sous cette forme près de Royan, en des points humides des bois de Chênes-verts et de Pins, le long des dunes de l'Océan. Enfin, on la rencontre aussi fréquemment en montagne, dans des gorges où la lumière pénètre peu, sous l'ombrage fourni par les forêts denses de Conifères. Elle n'est donc pas plus qu'au-

cune des autres formes déjà écrites caractéristique d'un climat particulier.

C. Formes développées dans des stations sèches. — 1. FORME DE CROISSANCE N° 4. — Elle est caractéristique des stations de forte lumière, mais sèches. Elle demeure petite, rabougrie ; les tiges noires ont une partie dressée qui s'élève peu (2 à 4 centimètres) au-dessus du sol. Mais elles apparaissent le plus souvent comme greffées sur un axe horizontal, couché sur le sol, légèrement enfoncé parfois sous sa surface, jouant donc un rôle analogue au rhizome des Polytrics. Chaque pousse verticale (les tiges forment 0,82 du poids total) ne porte que peu de rameaux latéraux (0 à 2 par centimètre) plagiotropes, sans aucun géotropisme positif qui ramènerait vers le sol leur pointe, maintenue horizontale et parfois redressée. Les axes verticaux secondaires sont rares, chaque brin formant un ensemble très grêle. La plante est d'un vert jaunâtre, souvent moins chargé que la forme n° 2 en pigment analogue à celui de l'*H. lutescens*. Fruste, elle ne constitue pas de colonies fermées. La masse par 100 centimètres carrés est inférieure à 1 gramme ; sa densité biologique est de l'ordre de 0^{gr},25 par 100 centimètres cubes. La croissance doit être lente, car il n'existe pas, à la base des axes, une partie en voie d'humification.

Cette forme de croissance, relativement rare, rencontrée parfois à la lisière des bois, là où, tandis qu'il parvient un peu d'humidité, le soleil frappe plusieurs heures par jour, se trouve surtout dans l'intérieur des bois légers et à sol sec. J'ai étudié pendant les mois d'août et de septembre, à Royan, une telle station. On verra plus loin que les rosées y sont faibles et que la lumière, bien qu'abondante, y est tamisée.

Il est bon de rapprocher cette forme de la variété β *alpinum* décrite par BOULAY : « Plante rabougrie, tige courte (5 à 6 centimètres), simple ou garnie de rameaux noduleux très courts... » ; et plus loin : «... ne s'élève plus ou moins haut dans la région alpine que sous une forme rabougrie (var. *alpinum*) ».

Il est bien vraisemblable que cette variété β doit réunir diverses formes de croissance. Je n'ai, pour ma part, pas eu

L'occasion de recueillir l'*H. triquetrum* au-dessus de la limite des forêts, dans la région alpine. Mais la description de BOULAY permet de préciser l'existence de deux apparences différentes : la forme à tige simple est la forme extrême, analogue à celle que je viens de décrire et dont j'ai étudié la biologie à Royan ; elle correspond alors probablement aux stations peu insolées, où les radiations ne viennent point, parce qu'en excès, limiter la croissance ; celle-ci se trouve au contraire suspendue par le manque d'eau. La seconde forme, à rameaux noduleux très courts, semble plus voisine de la forme 2, développée au grand soleil en stations humides. Les deux groupes de conditions peuvent se trouver réalisés dans les régions alpines.

2. FORME DE CROISSANCE N° 5. — Une dernière forme enfin correspond aux stations sèches et obscures. La tige n'est point dressée dans toute sa longueur, mais le plus souvent s'étale sur le sol avec seulement son extrémité relevée. Elle porte de nombreux rameaux latéraux (le poids des axes principaux est 0,62 du poids total, moindre par conséquent que dans la forme type). Ils sont répartis irrégulièrement, et le premier est proche du sommet (5 à 6 millimètres). Peu ou point de rejets formant tiges secondaires. Un brin n'a pas une silhouette nette. Les feuilles sont d'un vert presque aussi intense que pour la forme n° 3. Il reste en dessous de la région verte une quantité importante de Mousse brunie en voie d'humification. L'épaisseur moyenne de la partie verte est 4 centimètres. La masse par 100 centimètres carrés est relativement moyenne (L_{10} : 1gr,74) et par 100 centimètres cubes plutôt faible (0gr,39).

C'est la forme de croissance la plus rare de l'*H. triquetrum*. Il faut que la lumière soit affaiblie par le couvert et que ce couvert ne ralentisse pas à ce point la vaporisation de l'eau qu'il détermine la station comme humide. Je l'ai rencontrée plusieurs fois en montagne, sous les peuplements denses de Sapins jeunes provenant de récents reboisements. A une distance de 4 à 5 mètres de la lisière, sous les basses branches déjà dégarnies de leurs feuilles, la lumière parvient un peu, mais très atténuee et sous forme surtout de lumière diffuse. Le sol

est couvert des aiguilles de Sapin, il n'est pas occupé complètement par une végétation de plantes basses, et de larges espaces demeurent dénudés. Par taches, ça et là, des Graminées, des Pyroles, des Mousses. Parmi celles-ci, l'*H. triquetrum* est presque seul d'ailleurs. L'*H. splendens* qui, hors de la forêt, sur les pentes herbeuses, se glissant entre les touffes de Graminées et d'Alchémilles, lui disputait la suprématie, a presque complètement disparu. La sécheresse de la station se marque par la présence, au-dessous des aiguilles de Sapin encore entières, d'un humus sec, au contraire de celui qu'on trouve, sur la lisière même, sous le tapis des végétaux.

CHAPITRE IV

RELATIONS ENTRE LES FORMES DE CROISSANCE ET LES FACTEURS EXTERNES

Ainsi, cette étude nous amène à distinguer diverses formes biologiques et les place de suite en relation avec les conditions approximativement connues du milieu où elles se développent, forme type caractérisant les stations de lumière et d'humidité moyennes, formes dérivées qu'on peut essayer de grouper tour à tour suivant deux principes.

ESSAI DE GROUPEMENT EN SÉRIE LINÉAIRE. — Pense-t-on trouver dans la lumière le facteur qui détermine la forme de croissance? Nous pouvons séparer théoriquement des photomorphoses, formes dues à l'action de la lumière solaire, et sciamorphoses, formes dues à l'action de l'ombre. Mais, dans chaque groupe, il sera nécessaire encore de distinguer : les photomorphoses peuvent être des formes luxuriantes ou des formes chétives suivant les conditions d'humidité réalisées ; les formes n°s 2 et 4 s'opposent absolument ; suivant les conditions d'humidité encore, les sciamorphoses peuvent être des formes d'apparence étiolées ou des formes presque plagiotropes ; les formes 3 et 5 sont plus différentes encore l'une de l'autre que celles développées en lumière. La station offre-t-elle des conditions de lumière suffisantes, l'action du soleil direct n'étant pas trop prolongée, nous pouvons trouver, pour une humidité abondante, une forme luxuriante toute différente encore. Ainsi les conditions de lumière ne nous suffisent pas à classer nos divers types en une série linéaire.

Voulons-nous essayer de considérer l'humidité au contraire comme facteur essentiel. Nous aurons les mêmes difficultés : parmi les hygromorphoses correspondant à l'humidité

maxima, nous n'avons pas eu moins à distinguer que les formes nos 1, 3 et même 2. Parmi les xéromorphoses développées sur les stations sèches, nous avons reconnu les formes 4 et 5 très distinctes. Là encore, la série linéaire est impossible.

ESSAI DE GROUPEMENT PAR RAPPORT A DEUX AXES. — Il semble donc nécessaire de tenter un autre type de groupement et, abandonnant la forme linéaire de représentation, de passer à une représentation spatiale. On portera en abscisses les conditions dues aux radiations reçues, en ordonnées les conditions d'humidité faites à la plante. Une station donnée sera donc définie par un point d'après ses abscisse et ordonnée. L'ensemble des stations permettant la vie de la plante constituera nécessairement une surface limitée par une courbe. A tout l'espace situé hors de cette surface correspondra l'ensemble des stations dont les conditions s'opposent au développement de l'*H. triquetrum*.

A. Discussion du mode de représentation. — Comment déterminer l'abscisse et l'ordonnée correspondant à une station étudiée ? Quelles sont les unités utilisables pour la graduation des deux axes et comment faire la mesure dans un cas particulier ?

1. L'EAU. — Soit d'abord l'eau comme facteur écologique. Elle peut agir :

- a. En tant qu'eau à l'état liquide, précipitée ou condensée ;
- b. En tant que vapeur dans l'atmosphère.

Il est possible de déterminer expérimentalement les précipitations atmosphériques recueillies par une surface donnée ; il serait même possible de mesurer, chaque jour, la quantité de rosée condensée sur cette même surface, bien que l'abondance de la rosée dépende, toutes choses égales d'ailleurs, de la nature de la surface où elle se condense. A défaut de déterminations expérimentales, on peut avoir, dans les annales des services météorologiques, les valeurs moyennes relatives aux précipitations recueillies en divers points de France et leur répartition au cours de l'année. Mais on ne saurait avoir aucun renseignement précis sur les rosées, qui dépendent de conditions locales très étroites, et les valeurs moyennes et maxi-

males des rosées (quelques centièmes et un dizième de millimètre d'eau) par centimètre carré de surface du sol, indiquées dans les ouvrages classiques sont trop faibles quand il s'agit des surfaces couvertes par les Mousses (expérimentalement avec des *Barbula*, par exemple, plusieurs dixièmes de millimètre). De même, la quantité d'eau précipitée est presque moins importante que les caractéristiques locales de la station : la nature du couvert qui arrête et répartit l'eau précipitée peut modifier grandement l'arrivée de l'eau jusqu'à la Mousse. Enfin l'eau à l'état de vapeur peut aussi faire l'objet d'une mesure simple (détermination du point de rosée, enregistrement continu par un hygromètre). Là encore, les publications des météorologistes pourraient fournir des indications, peu rassurantes d'ailleurs par les écarts qu'elles révèlent entre les diverses stations.

Mais, de toute manière, à supposer qu'on les ait expérimentalement réunies, comment synthétiser toutes ces données pour déterminer le coefficient caractéristique de la station étudiée ? En fait, on aurait déterminé une valeur présentant un intérêt direct, si on savait pendant combien d'heures, au cours de l'an, la Mousse s'est trouvée à toutes les teneurs en eau possibles. Le produit de chacun de ces nombres d'heures par la teneur en eau correspondante, l'addition des valeurs ainsi obtenues donneraient un nombre indiquant, sous le rapport de l'eau, la caractéristique de la station considérée. Une telle détermination est évidemment impossible. Nous ne pouvons que traduire l'impression qui se forme en nous à propos d'une station par comparaison avec d'autres.

2. LA RADIATION. — La détermination de l'abscisse du point correspondant à une station serait plus délicate encore. Car cette abscisse est nécessairement dans une représentation plane fort complexe, puisqu'elle doit synthétiser toutes les actions des radiations : lumière et chaleur. Expérimentalement, il est assez difficile — au moins pratiquement — de mesurer les divers éléments nécessaires à une telle étude.

La lumière peut être étudiée suivant la méthode de l'école de WIESNER par le noircissement des sels d'argent ; mais ceux-ci utilisent surtout des radiations les plus réfrangibles,

violet et ultra-violet. De plus, on ne sait pas si ce sont les radiations qui sont les plus intensément absorbées (et celles principalement qui sont utilisées lors de l'assimilation chlorophyllienne) qui exercent sur la plante l'action morphogène la plus profonde. Ainsi, la difficulté de déterminer un coefficient local utile est considérable. De plus, les indications des météorologistes sont à peu près inutilisables : rien de plus variable que l'appréciation de la nébulosité entre deux stations assez proches. Il est absolument impossible, hors des observatoires, de songer à totaliser et comparer les quantités de lumière reçues par deux stations données.

Pour la chaleur enfin, la difficulté est peut-être plus grande encore. Là aussi, il faudrait songer à un enregistrement continu. Mais qu'enregistrer ? Malgré un très important travail dans lequel DRUDE discute les données obtenues comparativement par l'emploi du thermomètre ordinaire, du thermomètre à chemise à vide, du thermomètre à boule noircie, du thermomètre à chemise à vide et à boule noircie, on en est encore à discuter sur l'interprétation des résultats fournis par ces appareils. Enfin les observations des stations météorologiques se bornent presque à la détermination de la température de l'air.

On voit donc comme on est loin de pouvoir coter un point du sol en ce qui concerne la radiation qui y parvient. On n'entrevoit même point comment composer les résultats divers que l'expérimentation pourrait livrer. On est donc là, plus encore, astreint à évaluer d'après les quelques observations qu'il nous est donné de faire, à dire station plus lumineuse ou plus chaude, plus sombre ou plus froide. Vouloir donner actuellement une précision plus grande, numériquement exprimée d'après des lectures de température ou des vitesses de noircissement des sels d'argent en des lieux différents, à des moments différents, dans des conditions différentes, ne saurait être qu'un trompe-l'œil. Ainsi, ne pouvant obtenir la connaissance des caractéristiques de l'expérience qui se trouve réalisée dans la nature, on est réduit, à défaut de coefficients exactement déterminés par des mesures appropriées, à utiliser, pour classer les diverses stations, les données sensorielles,

très approximatives certes, par lesquelles on se trouve intuitivement amené à une classification empirique de grandeurs qu'on ne sait mesurer.

B. Résultats. — C'est dans ces conditions que j'ai cru pouvoir établir la courbe que représente la figure 6.

1. Sur l'axe des abscisses, j'ai porté le coefficient correspondant aux radiations reçues dans la station considérée. On sait que l'*H. triquetrum* ne se développe pas au plein soleil, là où l'insolation se produit pendant presque toute la journée. Les valeurs maximales des abscisses seront donc notablement inférieures au maximum de radiation possible. Les valeurs minimales correspondent aux stations les plus sombres où l'on rencontre l'*H. triquetrum*, c'est-à-dire, puisque l'espèce n'est pas cavernicole, à la lumière atténuee qui règne sous les couverts épais, dans les forêts de Hêtres par exemple. Les valeurs minimales sont donc relativement distantes du zéro. Si les radiations intervenaient seules comme facteur limitant de la croissance sans que l'humidité du lieu vint modifier aucunement leur action, il faudrait porter sur la figure deux verticales correspondant l'une au maximum, l'autre au minimum de la radiation tolérable (fig. 6, I).

2. Sur l'axe des ordonnées, j'ai échelonné les caractéristiques locales d'humidité et d'imbibition des Mousses. Arbitrairement j'ai limité le champ vers le haut par une horizontale correspondant à l'existence constante de l'eau à l'état liquide. On sait que, dans ces conditions, l'*H. triquetrum* ne se développe point dans la nature : ce n'est pas une espèce aquatique. D'autre part, il y a un minimum d'eau indispensable à la vie de la Mousse. Théoriquement donc, la surface correspondant aux conditions où la Mousse peut croître se trouverait, si la lumière n'intervenait pas, limitée par deux parallèles à l'axe des abscisses.

3. La combinaison de ces deux données ferait de la surface où la croissance est possible un rectangle de côtés parallèles aux axes. Mais les faits sont plus complexes et l'observation montre que cette figure se déforme. Bien que sa construction schématique soit fondée sur des évaluations grossières, elle

permet d'exprimer graphiquement, en première approximation, les faits relatifs à la croissance, c'est-à-dire à l'existence d'une espèce particulière.

4. ÉTUDE DES LIMITES. — Définissons d'abord les limites en commençant par la droite qui correspond au minimum d'eau jouant le rôle de facteur limitant. Il semble y avoir une

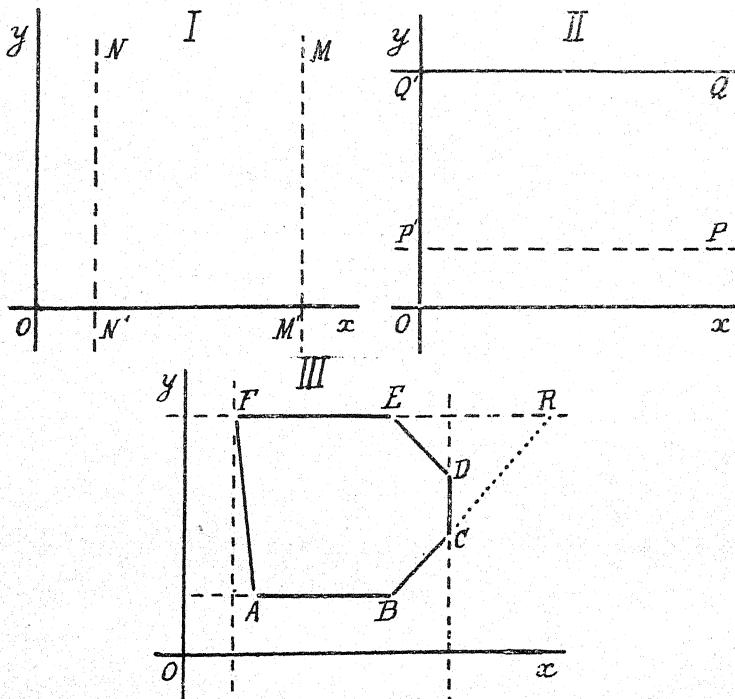


Fig. 6. — I, MM' , maximum ; NN' , minimum de radiations compatibles avec le développement de l'*H. triquetrum*. — II, PP' , minimum ; QQ' , maximum d'eau tolérables par l'*H. triquetrum*. — III, limites de la zone dont les conditions permettent la croissance de l'*H. triquetrum*, en fonction de l'hydratation et de la radiation.

zone AB dans laquelle la teneur en eau importe seule, permettant ou empêchant la vie, tandis que la lumière peut indifféremment être plus ou moins forte ; mais bientôt, la lumière augmentant, il faut plus d'eau pour que la Mousse puisse vivre : la limite se relève et s'éloigne obliquement de l'axe des x : l'eau et la lumière se trouvent facteurs limitants, l'eau par déficit, la lumière par excès. Il faut plus d'eau pour contre-balancer l'effet de plus de lumière et permettre le maintien de la vie.

La direction prise ensuite par la limite est très intéressante à déterminer. On pourrait imaginer que la courbe continue son mouvement, lumière et eau étant également facteurs limitants, suivant la ligne pointillée CR, le maximum de lumière tolérable coïncidant avec le maximum d'humidité. Au contraire, il y a redressement progressif de la courbe, confondue suivant CD avec la droite correspondant au maximum de lumière. L'eau peut alors varier dans une certaine limite; la lumière seule joue le rôle de facteur limitant ; puis, dans une nouvelle portion de courbe DE, eau et lumière interviennent à la fois et toutes deux également limitantes par excès. Il y a, en effet, des conditions d'irradiation tolérables si la plante peut se dessécher assez vite, qui lui sont fatales si celle-ci est dès l'abord trop mouillée.

Ce fait est aisé à établir expérimentalement : l'action néfaste d'un excès d'eau, dans les cas où la lumière est grande, apparaît quand on insole des Mousses très mouillées à l'intérieur d'un flacon ; elles ne peuvent perdre leur eau, car la vapeur est saturante ; l'eau vaporisée ruisselle sur les parois, et les Mousses s'en imbibent de nouveau. En quelques heures d'insolation, les Mousses sont jaunies et meurent. Si on les expose en plein soleil, à l'air, et si l'eau les abandonne assez vite du fait de l'insolation, elles gardent à peu près leur couleur et demeurent vivantes bien plus longtemps. Les mêmes faits se produisent dans la nature, par exemple lors des changements de pente, sur un versant septentrional en montagne. Si l'on passe de la pente au plan horizontal, souvent la croissance de la Mousse s'arrête presque de suite sur ce plan. Ce n'est pas le facteur eau qui varie, car les précipitations n'y sont ni moindres, ni notablement plus tôt évaporées (si le soleil n'y atteint point ou tard seulement), mais la lumière y parvient plus abondamment, et surtout la lumière du zénith. On peut trouver sans peine des stations plus sèches mais moins exposées, où la Mousse végète parfaitement.

C'est donc par l'oblique DE que notre limite rejoint la droite limitant la zone où, l'eau étant sans cesse présente à l'état liquide, la plante devrait, pour croître, être aquatique et celle où l'eau est périodiquement offerte en petites quantités

à l'état liquide dans un milieu aérien. La limite EF suit cette droite sur un long parcours pendant lequel, tandis que le coefficient hygrométrique de la station est également fort élevé, on passe en revue les intensités lumineuses décroissantes. Le facteur limitant est ici la présence de l'eau en excès, à l'état liquide.

Enfin, la courbe se ferme en joignant F et A. J'ai donné à cette droite une pente qui a pour effet d'augmenter, en passant de F à A, la distance à l'axe des y . Autrement dit,

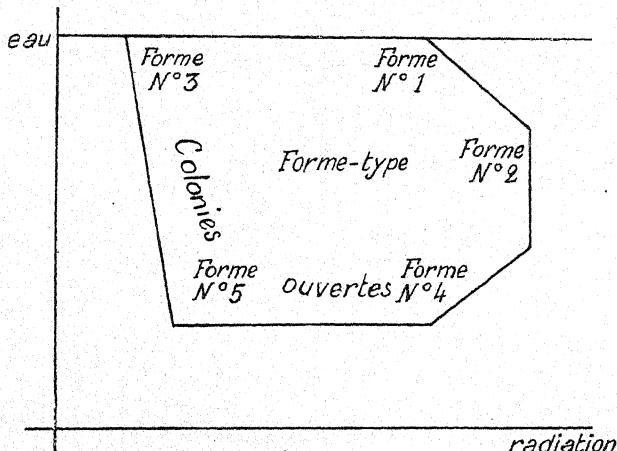


Fig. 7. — Répartition des diverses formes de l'*H. triquetrum* dans la zone où la croissance est possible.

j'ai traduit dans la figure l'idée que, si sur cette limite la lumière est le facteur limitant principal pour la croissance, l'eau n'y joue pas moins un rôle ; j'ai constaté, en effet, que les endroits les plus sombres où l'*H. triquetrum* puisse végéter sont nettement plus sombres s'il s'agit de station humide que s'il s'agit de station sèche.

5. RÉPARTITION DES FORMES DE CROISSANCE ET VARIATIONS DES CARACTÈRES. — Comment se répartissent, à travers cette surface, les diverses formes de croissance étudiées ?

La forme type, la plus fréquente, correspondant sinon aux conditions optima de croissance, du moins à celles dans lesquelles notre espèce l'emporte à coup sûr sur celles qui lui disputent le terrain, occupe la région centrale de cette sur-

face. Autour d'elles, sur les limites, se placent les formes extrêmes, les formes de croissance décrites plus haut. La courbe dérive d'un pentagone. Chacun des sommets est caractérisé par l'une des formes étudiées.

La forme n° 1, forme luxuriante développée à l'humidité la plus forte qui puisse être réalisée et à une lumière moyenne, occupe l'angle E. La forme n° 2 qui se satisfait de moins d'eau et supporte l'action directe du soleil est établie entre D et C. La forme n° 3 vivant dans les bois humides et sombres est localisée en F. Le n° 4 est placé en B, au minimum d'humidité, à lumière moyenne ; la forme 5 des bois secs et obscurs occupe l'angle A.

Si l'on cherche quelle est, à travers cette surface, la répartition de divers caractères, on voit que ce mode de représentation exprime avec netteté la progressivité de la variation sous l'influence des facteurs externes.

S'agit-il, par exemple, de la distinction entre colonies fermées et colonies ouvertes. Elle correspond strictement à une répartition spatiale. On ne trouve de colonies ouvertes que sur le pourtour de la surface, le long de la droite FA et le long de AB surtout. Les facteurs auxquels leur apparition est due sont, suivant FA, l'insuffisance de la lumière ; suivant AB, l'insuffisance de l'eau. Il semblerait logique que, sur la limite BCDE, on trouvât aussi des exemples d'une action de la lumière assez forte pour ralentir la croissance et faire de la colonie fermée une colonie ouverte. Il n'en est rien ; l'action de la lumière solaire produit, au contraire, le resserrement de la colonie, qui forme un feutrage serré de rameaux dressés. Un brin ne saurait vivre isolé dans ces conditions. Si la lumière s'intensifie, la croissance cesse, mais tout entière la colonie disparaît, sans donner une colonie ouverte.

S'agit-il de la masse de Mousse vivante et verte, active par conséquent, portée par 100 centimètres carrés du sol. J'ai réparti sur le schéma 8 un certain nombre de poids correspondant aux stations les plus caractéristiques qu'il m'a été donné d'étudier. On voit que, le long des droites FA et AB (colonies ouvertes), le poids est relativement faible, mais ne descend guère au-dessous de 1 gramme. La région centrale

(forme type) correspond à peu près à 2 grammes. C'est le long de la droite ED, où lumière et eause trouvent être également par excès facteurs limitants de la croissance, que se groupent les formes luxuriantes. La répartition des valeurs à travers la surface paraît assez régulière ; seul le point L_{10} , qui est le plus proche de l'angle A, m'a donné une valeur qui semble rompre l'harmonie de l'ensemble. Station très sèche et relativement sombre au mois d'août (qui est une période sèche en montagne), elle présente peut-être, pendant les périodes de

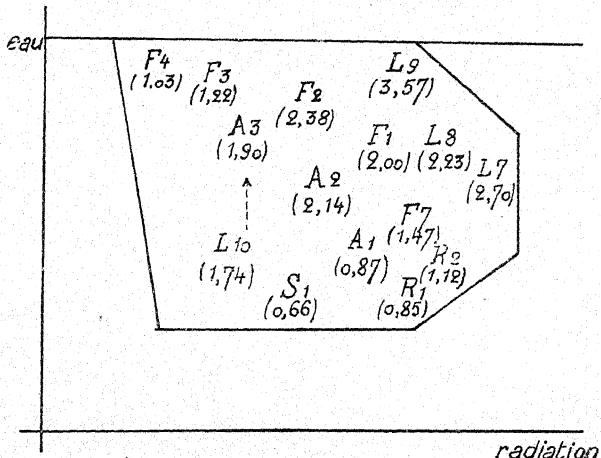


Fig. 8. — Variation des masses d'après la répartition des lots en fonction des conditions d'humidité et de radiation.

croissance, un degré d'humidité beaucoup plus marqué. Augmentant l'ordonnée du point, on devrait le reporter un peu plus haut vers une région moyennement humide, comme l'indique la flèche.

CONCLUSION. — On peut de même rechercher la répartition sur cette surface des divers caractères biométriques étudiés. Je n'insisterai pourtant pas, car il demeure, malgré tout, quelque chose d'arbitraire dans la définition que j'ai dû faire des coordonnées de chacun des points de cette surface. J'ai voulu simplement montrer comment pouvait être appliquée au cas particulier que j'ai étudié une méthode générale, susceptible d'exprimer avec précision l'influence des facteurs

externes sur une forme végétale. Si l'on trouvait un procédé élégant, c'est-à-dire précis et commode, pour la détermination des deux coordonnées de chaque station, on obtiendrait à coup sûr, en construisant et étudiant de semblables courbes, des renseignements fort intéressants sur la biologie des diverses formes végétales.

DEUXIÈME PARTIE

TENEURS EN EAU ET ÉCHANGES D'EAU DE LA MOUSSE DANS LES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES ET DANS LE MILIEU NATUREL DE LA PLANTE

Nous avons vu, dans la première partie de cette étude, qu'il existe des formes de croissance différentes pour l'*H. triquetrum* suivant les conditions extérieures qui lui sont offertes, et que deux ordres de conditions semblent également essentiels en tant que facteurs limitants de la croissance d'une part et que facteurs morphogènes d'autre part : ce sont l'eau et la radiation sous ses formes diverses. Chercher à expliquer le rôle de ces facteurs, en déterminant tous les divers éléments de la chaîne des causes qui relient une variation des conditions extérieures à une modification de la forme apparaît encore hors de nos prises. La morphologie expérimentale n'a cherché d'abord qu'à établir la régularité des concordances entre les forces qui s'exercent sur les êtres vivants et les formes que ceux-ci présentent. Seule une analyse physiologique de l'être normal ou des formes stables qu'il est susceptible d'offrir peut faire connaître ça et là quelques éléments de l'enchaînement des causes.

Mais l'expérience physiologique est forcément schématique et pour ainsi dire anormale. Parce qu'elle est un instrument d'analyse pour l'esprit humain, elle doit, toutes choses demeurant égales d'ailleurs, faire varier un *seul* facteur et enregistrer pour chaque fonction de l'être étudié la variation de la réponse. Et c'est là précisément ce qu'il y a de schématique et d'anormal en elle. Dans la nature, les divers facteurs interfèrent. Ils se modifient l'un l'autre : la radiation solaire est lumière et chaleur ; elle vaporise l'eau qui couvre ou imbibé la

plante ; elle prépare la pluie ou la rosée : elle ne peut pas ne pas agir sur le facteur eau. Mais la vaporisation de l'eau modifie la transparence de l'atmosphère ; nuages ou vapeurs absorbent des radiations : les effets de la radiation limitent son intensité même. C'est donc l'esprit humain qui, par une abstraction cartésienne, sépare l'une de l'autre chacune de ces actions, dont certaines se balancent peut-être. C'est lui qui, produisant par des moyens artificiels l'une seulement de ces modifications dont il veille à empêcher les répercussions sur les autres facteurs, en étudie isolément l'effet. Dans la nature, l'interaction des facteurs externes peut créer un type de régulation que l'expérience physiologique ne saurait prendre en considération.

Et pourtant, cette réserve faite, l'étude physiologique constitue le seul moyen d'aborder l'explication du déterminisme de la forme. Dans un cas tel que celui de l'*H. triquetrum*, nous avons vu que deux facteurs surtout interviennent. J'ai cherché à approfondir l'action de celui dont l'influence apparaît surtout à l'occasion des Mousses qui sont des plantes reviviscentes, à savoir l'eau.

DÉTERMINATION DE LA TENEUR EN EAU DES MOUSSES. — Pour la détermination de la teneur en eau des Mousses, on peut opérer de deux manières.

a. Une première méthode consiste dans l'emploi de l'étuve à 110°, le chauffage étant continué jusqu'à ce qu'on parvienne à poids constant. On doit adresser diverses critiques à cette méthode : le départ de l'eau peut déterminer l'entraînement par la vapeur de diverses substances. On peut craindre, par exemple, d'entraîner le sphagnol, étant donnée la nature phénolique de ce corps. D'autre part, l'existence de corps gras dans les tissus des Muscinaées, et particulièrement de l'*H. triquetrum*, peut faire redouter une perte de matières volatiles. C'est ainsi, par exemple, que l'extrait total obtenu par l'éther anhydre constitue 4,32 p. 100 secs, après dessiccation prolongée à 50°. Après passage à l'étuve à 110° pendant quatre heures, le poids de l'extrait n'est plus que de 3,97 p. 100 secs. Il y a là, sans doute, perte d'acides gras volatils. Enfin l'odeur dégagée par les Mousses mises à l'étuve à 110° montre qu'il

y a, dans ces conditions, départ de composés aromatiques.

b. Une seconde méthode consiste à établir le poids constant de l'échantillon dans le vide réalisé à la trompe de LANGMUIR, par exemple, en présence d'acide sulfurique. Cette méthode, à peine plus sûre, si l'on pense seulement aux substances entraînables par la vapeur d'eau, présente l'avantage de ne pas faire perdre de matières volatilisables à chaud seulement. Mais elle est d'un emploi très incommodé : il faut opérer en présence d'acide sulfurique pur, dont la tension de vapeur d'eau soit égale à 0, c'est-à-dire qu'on est obligé de renouveler fréquemment l'acide sulfurique de l'exsiccateur.

Il y a d'ailleurs une différence entre les résultats numériques obtenus par l'une et l'autre des méthodes. J'ai comparé, pour divers lots, la variation de poids après passage dans le vide sulfurique pendant vingt-quatre heures, puis dans l'étuve à 110° pendant quatre heures. Les différences sont les suivantes, si on les rapporte à 100 grammes de matières sèches restant après passage à l'étuve : 0,65-0,96-0,69. Après quarante-huit heures de vide sulfurique et quatre heures d'étuve à 110°, la perte de poids a été de 0,35 p. 100. La différence entre ces valeurs, 0,35 p. 100 environ, doit vraisemblablement correspondre à de l'eau abandonnée dans le vide sulfurique entre vingt-quatre et quarante-huit heures. Il semble donc que, pour une partie de l'eau contenue dans la Mousse, la liaison au protoplasme résiste au vide sulfurique (ou n'y cède que très lentement), tandis que par chauffage à 110° cette liaison cède de suite.

En pratique, il m'a semblé que c'est par la combinaison des deux méthodes qu'on obtenait les meilleurs résultats. Les lots à étudier sont desséchés d'abord dans l'air sec, à la pression atmosphérique, en présence d'acide sulfurique. Leur teneur en eau est amenée ainsi au-dessous de 10 d'eau pour 100 secs ; le séchage est terminé par séjour durant deux heures dans l'étuve à 110°.

*PREMIÈRE SECTION***LES ÉCHANGES D'EAU DES MOUSSES**

La Mousse, organisme aérien, se trouve dans la nature en présence de l'eau, soit à l'état liquide (eau des précipitations et des condensations), soit à l'état de vapeur dans l'atmosphère. Des échanges se produisent, soit que la Mousse s'enrichisse aux dépens de l'eau qui lui est extérieure, soit qu'elle perde une partie de l'eau qu'elle contient. Ces échanges s'effectuent suivant des lois et avec des modalités différentes d'après l'état sous lequel se trouve l'eau extérieure à la Mousse. Ces lois, ces modalités doivent être d'abord l'objet d'une étude au laboratoire. Je rechercherai ensuite comment elles se trouvent confirmées par des observations faites dans la nature.

J'étudierai d'abord, d'après le travail que j'ai fait en collaboration du Professeur André MAYER, les échanges d'eau des Mousses avec l'atmosphère. Ce problème peut paraître secondaire. C'est lui, au contraire, qui nous permettra de mieux comprendre la nature des échanges qui se produisent dans tous les cas et des forces dont ces échanges sont la manifestation. Par là même, il rendra plus aisée la seconde partie de l'étude, sur les échanges réalisés entre la Mousse et l'eau à l'état liquide.

I. — RECHERCHES SUR LES ÉCHANGES D'EAU DES MOUSSES AVEC L'ATMOSPHÈRE

Les Mousses séchées sont susceptibles de s'hydrater dans une atmosphère où la tension de vapeur d'eau est élevée, de même qu'elles abandonnent progressivement leur eau dans une atmosphère sèche. Dans un cas comme dans l'autre, elles parviennent à poids constant en fin d'expérience. Il s'établit donc un équilibre avec le milieu. Ainsi, il y a lieu d'étudier d'abord l'état final de cet équilibre.

CHAPITRE PREMIER

L'ÉTAT D'ÉQUILIBRE

A. — Son étude.

Pour étudier l'équilibre d'hydratation des Mousses avec la vapeur d'eau de l'atmosphère en présence de laquelle elle se trouve, il faut d'abord éliminer, en se plaçant à température constante, l'influence qu'exerce la température sur l'état d'équilibre. L'équilibre qui se réalise ne dépend plus alors que de la teneur en eau des Mousses et de la teneur en eau de l'atmosphère. On peut expérimentalement isoler l'un de ces facteurs, en rendant l'autre négligeable par rapport à lui.

1. ÉLIMINATION DE LA TENSION DE VAPEUR D'EAU ATMOSPHERIQUE. — Supposons qu'on place un lot de 10 grammes de Mousses à l'intérieur d'une enceinte de 1 litre dont l'atmosphère a été rigoureusement desséchée; les Mousses perdront de l'eau jusqu'à ce que soit réalisée dans cette enceinte une certaine tension de vapeur d'eau. La quantité d'eau émise sera importante, pour des Mousses saturées d'eau. Elle est négligeable par rapport à celle que contiennent les Mousses. Dans 10 grammes de Mousses renfermant, par exemple, 300 d'eau p. 100 secs, il y a 7gr,50 d'eau. La perte de 20 milligrammes, par exemple, réduira cette masse d'eau à 7gr,48. On voit que, théoriquement, la teneur en eau va passer de 300 à 299 d'eau p. 100 secs et que, pratiquement, la teneur en eau ne va pas avoir été modifiée, puisque les erreurs dans sa détermination sont plus importantes que la quantité dont la teneur en eau a varié.

Pour arriver à une variation de 1 p. 100, dans la teneur en eau en supposant que, comme précédemment, la Mousse

cède 20 milligrammes d'eau à l'atmosphère, il faudrait que le poids d'eau contenu dans la Mousse avant l'expérience soit 2 grammes, c'est-à-dire, si l'on emploie encore 10 grammes de Mousses dans cette expérience, qu'il y ait 25 d'eau p. 100 secs dans la Mousse. Mais nous verrons que, pour cette teneur en eau, la tension de vapeur réalisée dans l'atmosphère est beaucoup plus basse et ne correspond, à la température du laboratoire, qu'à quelques milligrammes d'eau par litre. L'erreur commise est donc toujours inférieure au centième. Ainsi, puisque la teneur en eau de la Mousse ne varie pratiquement pas, la tension de vapeur réalisée en atmosphère sèche du fait de la présence de la Mousse est bien la tension de vapeur d'eau présentée par la Mousse, je dirai plus simplement la tension de vapeur de la Mousse.

b. ÉLIMINATION DE LA TENEUR EN EAU DES MOUSSES. — On peut, d'autre part, placer une petite quantité de Mousses (moins de 1 gramme) en présence d'une atmosphère dont la tension de vapeur est réglée par la présence d'une solution d'acide sulfurique par exemple, de tension de vapeur connue. La Mousse, si la tension de vapeur est moindre que celle de l'atmosphère, absorbe de la vapeur d'eau jusqu'à réaliser l'équilibre. Si la quantité d'acide sulfurique utilisée est suffisante, il n'y aura pratiquement pas eu de variation de la concentration de cet acide, lorsque l'équilibre sera réalisé, c'est-à-dire que la tension de vapeur sera restée la même. L'équilibre ainsi réalisé à tension de vapeur constante, la détermination de la teneur en eau de la Mousse complète l'expérience.

B. — Résultats expérimentaux.

1. A TEMPÉRATURE FIXE. — *a. Existence d'un équilibre : tension de vapeur de la Mousse.* — En opérant soit par l'une, soit par l'autre de ces méthodes et en utilisant les dispositifs que nous avons décrits, nous avons pu établir que, pour une teneur en eau donnée de la Mousse, on trouve dans l'atmosphère une tension de vapeur toujours la même.

α. Par exemple, pour une imbibition de 36,8 p. 100 secs

à une même température de 14°,4, trois lots de Mousses ont donné, comme point de rosée de l'atmosphère avec laquelle ils se trouvaient en équilibre, les valeurs 12°, 11°,8 et 12°; leur tension de vapeur, exprimée en millimètres de mercure, était donc de 10,48 à 10,34, tandis que la tension de vapeur saturante était de 12^{mm},25.

g. Dans l'expérience inverse, où l'équilibre était obtenu, à tension de vapeur fixe, en présence d'une solution contenant 24 grammes de SO⁴H² pur par 100 grammes de mélange, à une température de 14°,8 pour laquelle la tension de vapeur du mélange est 10,6, la teneur en eau des Mousses parvenue à poids constant est de 33,3 d'eau p. 100 secs.

On voit donc qu'à une teneur en eau donnée de la Mousse correspond, pour une même température, une tension de vapeur d'eau qu'on peut considérer comme la « tension de vapeur » de la Mousse.

b. *Variations de la tension de vapeur et de la teneur en eau.* —
a. Variation de la tension de vapeur en fonction de la teneur en eau :

Si l'on compare, à une même température, les tensions de vapeur de divers lots de Mousses dont les teneurs en eau sont décroissantes, on constate que la tension de vapeur de la Mousse décroît avec la teneur en eau. Par exemple, les résultats d'une expérience faite entre 14°,35 et 14°,40 indiquent les points de rosée et les tensions de vapeur correspondantes, pour un certain nombre de lots de Mousse d'imbibition variant entre 9,8 et 185 d'eau p. 100 secs.

TABLEAU X

Teneur en eau de la Mousse (eau p. 100 secs).	9,8	24,7	31,9	41	49,5	185
Point de rosée.....	< 2°	10°,6	12°	13°	14°	14°,3
Tension de vapeur corres- pondante (mm. Hg.) ..	< 5,2	9,55	10,48	11,19	11,93	12,17

g. Variation de la teneur en eau en fonction de la tension de vapeur :

Si l'on compare, à une même température, les teneurs en eau auxquelles parviennent divers lots de Mousses en présence d'atmosphère où les tensions de vapeur sont réglées, on constate que la teneur en eau obtenue est d'autant plus faible que la tension de vapeur est plus basse.

TABLEAU XI

Mélange réglant la tension de vapeur dans l'enceinte (gr.).	Eau... SOH ² .	68 32	76 24	84 16	92 8	100
Teneur en eau des Mousses (eau p. 100 secs).....		27,7	33,3	39,3	56	65

γ. Courbe représentant ces variations :

La courbe des tensions de vapeur de la Mousse établie à la suite de ces recherches apparaît comme une courbe en S à

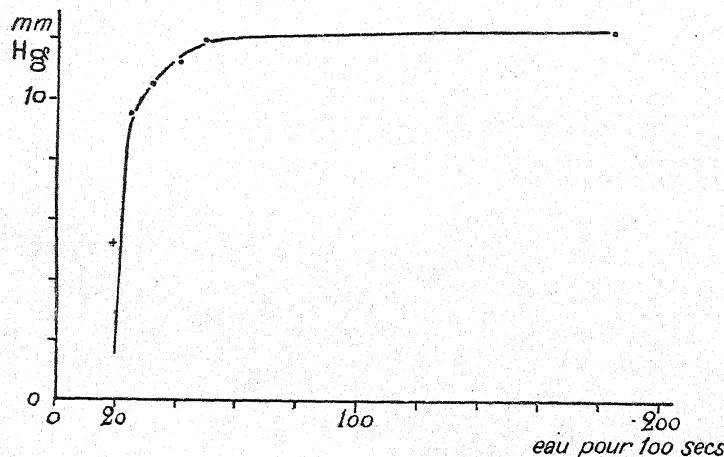


Fig. 9. — Courbe de la tension de vapeur en fonction de la teneur en eau, à 14°.

deux concavités. Elle peut être divisée en plusieurs branches de courbe. Dans une première portion, qui s'étend depuis la saturation (plus de 300 d'eau p. 100 secs) jusqu'à 60 p. 100 secs environ, la décroissance de la tension de vapeur par rapport à la saturation est très faible. Pour cette valeur environ commence la concavité inférieure. A partir de 40 d'eau p. 100 secs, la décroissance s'accentue fortement et la

courbe donne une branche oblique assez voisine d'une droite. Au-dessous d'une teneur de 10 d'eau p. 100 secs, la valeur exacte de la tension de vapeur est très difficilement mesurable ; par raison logique, on peut prévoir que la valeur de la tension de vapeur étant devenue voisine de zéro pour une teneur en eau plus faible encore, la courbe doit se raccorder à l'axe des x par une branche à concavité supérieure, analogue à celles que donne KATZ dans ses recherches sur les lois des phénomènes d'imbibition.

c. *Affinité des Mousses pour l'eau. Sa grandeur.* — Ces études sur la tension de vapeur des Mousses nous renseignent sur la liaison qui unit l'eau à la matière vivante de la Mousse. Pour toutes les imbibitions fortes, pour toutes celles qui, sur la figure, correspondent à la branche de courbe dont les valeurs diffèrent de peu la tension de vapeur maxima, à la température de l'expérience, la liaison avec l'eau est faible : l'affinité pour l'eau est de l'ordre de grandeur de celle des corps dissous, lorsqu'ils sont en solution diluée. Il est possible que pour une part, au moins, ce soit le jeu des forces osmotiques qui règle, pour ces teneurs en eau, les échanges d'eau. Dans la partie moyenne de la courbe, nous avons vu qu'une branche montante dont la pente est assez forte conduit des tensions de vapeurs très faibles (correspondant aux imbibitions faibles) aux tensions de vapeur très élevées (réalisées déjà pour des imbibitions moyennes). Dans cette zone, l'affinité de la Mousse pour l'eau est très forte. On peut la calculer, connaissant la tension de vapeur p' de la Mousse et la tension de vapeur p de l'eau à la même température. L'affinité est donnée par la formule :

$$A = RT \ln \frac{p}{p'}.$$

Dans cette formule, T est la température absolue ; R, une constante (1,98).

Pour une température de 27°, par exemple l'affinité d'une molécule-gramme d'eau pour la Mousse est de 895 calories, tandis que l'affinité de l'acide sulfurique (63° B.) s'élève à 4 296 calories. Ainsi l'affinité de l'eau pour la Mousse est envi-

ron le cinquième de l'affinité de l'eau pour l'acide sulfurique.

Une telle affinité ne saurait exprimer la pression osmotique des corps contenus dans la Mousse. En effet, si l'on pouvait étendre la loi de RAOULT au delà des cas où la force osmotique s'exerce dans un milieu liquide, la connaissance de la concentration nécessaire pour qu'un sel, du chlorure de sodium, par exemple, pût produire un même abaissement de tension de vapeur que la Mousse montrerait s'il est possible d'expliquer

l'abaissement de tension de vapeur par le jeu de forces osmotiques. Le calcul établit que, pour égaler une Mousse contenant 8 p. 100 d'eau, il faudrait dissoudre près de 3 000 grammes de chlorure de sodium dans 1 000 grammes d'eau.

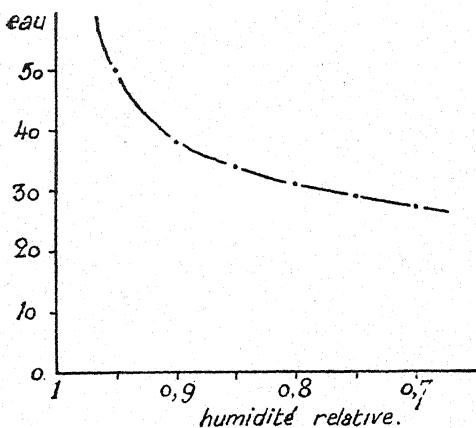
De plus, si l'on place en présence d'une même atmosphère limitée des

Fig. 10. — Courbe des teneurs en eau en équilibre avec des atmosphères de déficit de saturation donné, à 14°.

Mousses dont la teneur en eau est inférieure à 10 d'eau p. 100 secs et une solution saturée de NaCl, à 16°, les Mousses absorbent la vapeur d'eau émise par la solution saturée, et l'équilibre s'établit lorsqu'elles ont atteint une teneur en eau de 22 p. 100 secs.

Il est donc logique de penser que cette affinité des Mousses pour l'eau correspond à un phénomène d'imbibition.

d. *Application à la biologie des Mousses.* — La forme même de la courbe qui traduit les tensions de vapeur des Mousses en fonction de leur teneur en eau nous révèle un premier fait très important. Puisque la courbe présente une branche presque horizontale très allongée, le long de laquelle la tension de vapeur de la Mousse est assez voisine de la tension de vapeur de l'eau, inversement, dans une atmosphère



où la tension de vapeur de l'eau différera peu seulement de la saturation, la Mousse tendra à s'abaisser à une teneur en eau déjà très faible.

C'est ainsi qu'à 14° l'équilibre est réalisé entre la Mousse et l'atmosphère, par la teneur en eau de 50 d'eau p. 100 secs en présence d'un mélange de 90 parties d'eau et de 10 parties d'acide sulfurique pur, dont la tension de vapeur est de 5 p. 100 inférieure à la tension de vapeur saturante de l'eau.

De plus, la teneur en eau continuera à s'abaisser encore si l'on réalise l'équilibre en présence de mélanges de tensions de vapeur moindres. Les valeurs expérimentales données dans le tableau XI permettent de calculer par interpolation les valeurs correspondant aux tensions de vapeurs relatives dans l'atmosphère.

Tension de vapeur relative.	Teneur en eau correspondante.
0,95	50
0,90	38
0,85	34
0,80	31
0,75	29
0,70	27

On voit qu'un même abaissement de l'humidité relative détermine un abaissement d'autant plus grand de la teneur en eau qu'on était plus près de la saturation.

Enfin, si l'on pense à appliquer ces données à ce qui se passe dans la nature, on voit que les déficits de tension de vapeur ici considérés sont de l'ordre de ceux qui s'y réalisent dans l'atmosphère; il faut donc s'attendre à voir souvent, pendant les périodes sans pluie, même avec des déficits de saturation peu considérables, la teneur en eau des Mousses descendre très bas.

2. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE. — Nous avons montré, dans une autre série d'expériences, quelle est l'influence de la température sur les rapports entre tensions et teneurs en eau des Mousses.

a. *Variation de la tension de vapeur des Mousses de teneur en eau fixe.* — Pour une teneur en eau donnée, la tension de vapeur s'élève avec la température. Elle double presque pour

une élévation de 10° ; on obtient pour les diverses températures des courbes des tensions de vapeur, en fonction des

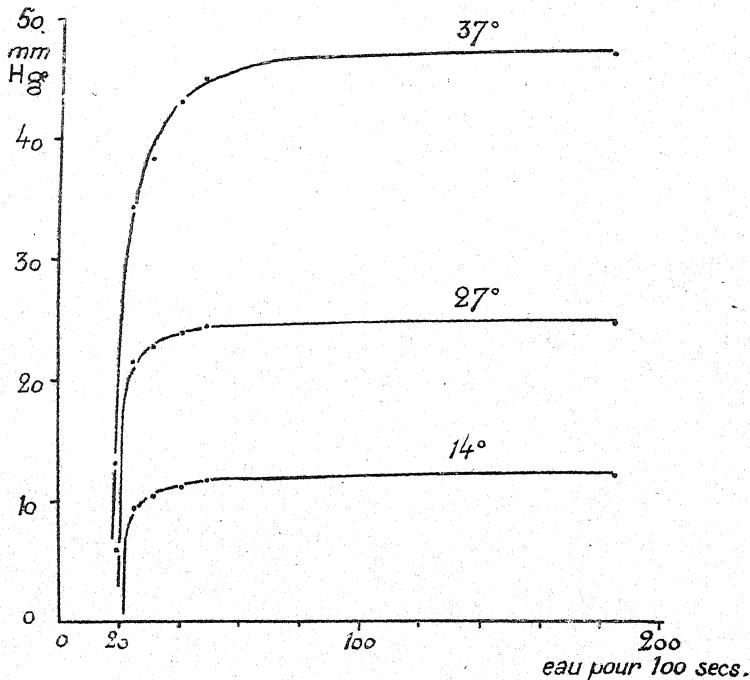


Fig. 11. — Courbe des tensions de vapeur, en fonction de la teneur en eau, pour les températures de 14° , 27° et 37° .

teneurs en eau, dont les caractéristiques sont analogues à celles qu'on obtient pour une température particulière.

TABLEAU XII

Teneur en eau de la Mousse (eau pour 100 secs.).	9,8	24,7	31,9	41	49,5	185	Atmosphère saturée.	
Tensions de vap. pour les tempé- ratures de	$14^{\circ}, 35$ $14^{\circ}, 4 \dots$ 27° env. $*(27^{\circ}, 6).$ $37^{\circ}, 8 \dots$	5,2	9,55	10,48	11,19	11,93	12,17	12,23
		*6,09	*21,52	*22,85	23,97	24,55	24,75	26,50
		34,38	38,39	43,08	44,97	46,73	48,8	

Dans tous les cas, la tension de vapeur de la Mousse saturée d'eau présente à peu près la même valeur que la tension de

saturation. Cependant, bien que les courbes aient même allure, le changement de pente qui marque le passage des fortes tensions de vapeur (presque indépendantes de la teneur en eau) aux tensions de vapeur moyennes (qui en dépendent directement) ne se produit pas aux diverses températures pour la même imbibition. La teneur en eau pour laquelle se manifeste ce changement de la courbe est d'autant plus forte que la température est elle-même plus élevée. Autrement dit, la différence entre la tension de vapeur d'une Mousse d'une teneur en eau donnée et la tension de vapeur de l'eau à la même température est proportionnellement d'autant plus grande que la température est plus élevée.

b. *Variations de la teneur en eau des Mousses à tension de vapeur fixe.* — D'autre part, si l'on réalise à diverses températures, par l'emploi de mélanges contenant des quantités variables de SO_4H_2 , une même tension de vapeur, la teneur en eau de la Mousse, à la fin de l'expérience, lorsque l'équilibre est réalisé entre la Mousse et l'atmosphère, est d'autant plus basse que la température est plus élevée (Tableau XIII).

TABLEAU XIII

Mélange réglant la tension de vapeur dans l'enceinte.	Eau pure.	SO_4H_2 35 p. 100.	SO_4H_2 50 p. 100.	SO_4H_2 61 p. 100.
Température moyenne.....	6,9	12,8	25,2	35,7
Tension de vapeur correspondante	7,4	7,4	8,9	7,8
Teneur en eau de la Mousse (eau p. 100 secs) à la fin de l'expérience (71 h. 30).....	70	20,2	14,3	10,5

Il y a là une analogie directe avec ce qui se passerait si, au lieu d'opérer sur de la Mousse, on équilibrail avec une certaine tension de vapeur l'affinité pour l'eau de l'acide sulfrique. En présence d'une atmosphère de tension de vapeur 7^{mm},4 à 6°,9, de l'acide sulfurique s'étendrait en absorbant de l'eau indéfiniment ; pour une tension de 7^{mm},4 de Hg à 12°,8, il absorberait 185 d'eau p. 100 d'acide sulfrique ; pour une tension de vapeur d'eau de 7^{mm},8 Hg,

à 35°, il absorberait 64 d'eau p. 100 d'acide sulfurique. La variation est de même sens dans les deux cas. Au sein d'atmosphères dont la tension de vapeur est la même en grandeur absolue, il y a absorption par la Mousse ou par l'acide sulfurique d'autant moins d'eau que la température est plus élevée. C'est cette donnée qui me semble exprimer logiquement, d'une manière tangible, la variation de ce que nous appelons « affinité pour l'eau » en fonction de la température ; toutes choses égales d'ailleurs (substance identique réalisant l'équilibre des tensions avec une même force ; tension de vapeur d'eau exprimée en un même nombre de millimètres de mercure), la température est la seule variable. L'affinité pour l'eau, ainsi définie, diminue avec la température.

3. APPLICATION AUX CONDITIONS NATURELLES. — Les variations des conditions extérieures qui affectent l'état d'équilibre peuvent être dans la nature de formes assez diverses. Les changements de température qui s'y réalisent s'accompagnent de variations de teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère. Mais on peut ramener toutes ces variations à deux types principaux.

a. La quantité de vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère ne change pas malgré la variation de température. Autrement dit, le point de rosée demeure le même, tandis que la température de l'atmosphère s'élève, ou s'abaisse. Les résultats précédents établissent qu'alors la teneur en eau de la Mousse supposée en équilibre avec l'atmosphère s'abaissera si la température s'élève, s'élèvera si la température s'abaisse.

b. La variation de température peut s'accompagner d'une variation de la teneur en eau de l'atmosphère qui maintienne constant le déficit de saturation : en même temps que l'atmosphère s'échauffe, le point de rosée s'élève dans des conditions telles que le rapport entre la tension de vapeur saturante et la tension de vapeur actuelle demeure constant. La teneur en eau de la Mousse va-t-elle demeurer la même ?

S'il s'agissait, non de Mousse, mais d'acide sulfurique, il est aisé de se rendre compte, par l'examen des tables de constantes, qu'il n'y aurait pas de variation appréciable de la tension de vapeur relative quand la température passe par

exemple de 14° à 34°, alors que la dilution de l'acide sulfurique est relativement considérable. On peut donc, en utilisant des solutions d'acide sulfurique de même concentration, dans des atmosphères maintenues à diverses températures, réaliser des tensions de vapeur relatives égales et, par suite, comparer les teneurs en eau prises par les Mousses, quand l'équilibre est obtenu.

Technique. — Un lot de Mousses, dont les brins sont suffisamment dissociés pour que chacun d'eux soit en contact direct avec l'atmosphère, est disposé sur un verre de montre qu'on place lui-même à l'intérieur de l'enceinte avec laquelle il doit se mettre en équilibre. C'est un exsiccateur de 1¹/₄ dans le fond duquel sont placés 250 centimètres cubes de la solution réglant la tension de vapeur; un petit trépied de verre posé sur l'étranglement de l'exsiccateur supporte le verre de montre, dont le diamètre est choisi de manière à laisser de larges communications dans toute l'enceinte, pour que la vapeur d'eau puisse se répandre uniformément.

Une expérience est faite de la façon suivante : le lot de Mousses, après pesée avec le verre de montre qui le supporte, est placé sur son trépied : on referme la cloche de l'exsiccateur après avoir graissé les rodages ; on l'immerge alors entièrement dans un thermostat, de manière à éviter, quand la tension de vapeur est saturante, les condensations possibles sur des parois à des températures différentes. Au bout d'un temps convenable, on pèse à nouveau le lot de Mousses : l'exsiccateur sorti du bain est essuyé et ouvert : les Mousses sont passées dans un pèse-filtre bouché à l'émeri, placé lui-même avant la pesée dans un vase plongé dans le thermostat, si bien que les Mousses ne changent pratiquement pas de température. La pesée finie, on met les Mousses sur leur verre de montre, et on vérifie la tare du pèse-filtre. L'exsiccateur, qui avait été recouvert pendant des manipulations, est ouvert, les Mousses remises en place, le joint au suif vérifié; puis l'exsiccateur est ramené dans le thermostat.

Le lot de Mousses, pesé avant le début de l'expérience, est soumis à de nouvelles pesées. On détermine à la fin de l'expérience le poids sec de l'échantillon utilisé. Pour éliminer les

difficultés d'échantillonnage, j'ai cru préférable de multiplier les expériences en opérant chaque jour avec un lot nouveau amené avant l'expérience, par dessiccation à partir de l'état d'hydratation total, à une teneur en eau donnée. En échelonnant ces teneurs en eau, il est possible de voir si, pour une tension de vapeur donnée, la Mousse perd ou prend de l'eau, c'est-à-dire si sa teneur en eau est supérieure ou inférieure à celle qui se trouverait en équilibre avec l'atmosphère considérée. Une première détermination étant faite au bout de seize heures environ, une seconde au bout de vingt-quatre heures, on voit si, dans les deux périodes, la variation de poids due à la variation d'eau est bien dans le même sens et de plus, d'après la vitesse avec laquelle cette variation se poursuit, on a une idée de la distance qui sépare encore de l'équilibre lors de la fin de l'expérience.

J'ai fait ces déterminations pour trois séries de températures, au voisinage de 14°, de 24° et de 34°. La température de 14° était obtenue en installant des expériences dans une cave dont la température varie très peu. Les deux autres températures étaient données avec une approximation de un à deux dixièmes de degré, par un thermostat contenant 125 litres d'eau. En ce qui concerne les tensions de vapeur, elles ont été obtenues à l'intérieur des atmosphères utilisées en remplissant le fond de l'exsiccateur, soit avec de l'eau distillée, soit avec des mélanges d'eau et d'acide sulfurique à 8, 16, 24 et 32 grammes d'acide pur pour 100 grammes du mélange.

Enfin, pour la réalisation de ces expériences, j'ai utilisé des *H. triquetrum* recueillis dans la même station (Meudon) et qui ne présentaient entre eux comme différence que le fait d'être utilisés un temps plus ou moins grand après la cueillette, ce qui n'est d'ailleurs pas absolument indifférent. Ils étaient, avant leur emploi, conservés au laboratoire à l'état sec.

Résultats expérimentaux. — Cette étude a donné lieu à de nombreuses déterminations. Pour montrer comment sont déterminées les valeurs à l'équilibre, j'indiquerai, par exemple, en ce qui concerne la température de 34°, les valeurs numériques obtenues et la discussion à laquelle elles donnent lieu

TABLEAU XIV

Lot.	Temps d'expérience.	Eau.						Eau + Acide sulfurique.						
		Températures.			(SO ₄ H ₂ : 8 %).			(SO ₄ H ₂ : 16 %).			(SO ₄ H ₂ : 24 %).			
		(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)	
I.	16,45	8,45	34,2	34,2	34	17,5	50,8	63,5	48,5	80	90	46	43	46,5
II.	16,30	7,45	34,2	33,9	34	20	78,4	85,4	17,5	88,5	95	20	43,5	44,5
III.	15,20	8,30	34	34,2	34,2	114,5	114	121,8	105	115,8	113,5	73,6	59,4	59
IV.	16,40	7,20	34	34,2	34	244	206	481	248	494	469	42,5	43,5	40,5
V.	41,40	7,25	33,9	34	34,2	40	150	155	37,2	114,5	126	32,5	49,5	49,2
VI.	15,20	7,45	34	34,2	34	96,3	100	97,6	108	110,8	110	93	65,2	52,5

(Tableau XIV). On verra par là-même quel est le degré de précision qu'on peut attendre de ces mesures.

Les deux premières colonnes indiquent (1) les temps qui s'écoulent entre la première et la seconde pesée, puis (2) entre la seconde et la troisième. Les trois colonnes suivantes indiquent les températures présentées par le thermostat avant les pesées. Des déterminations ont été faites pour les tensions de vapeur obtenues en présence d'eau, d'acide sulfurique à 8, à 16, à 24 p. 100. Chaque groupe de trois colonnes indique le poids d'eau contenu par 1 gramme sec lors de chacune des trois pesées successives.

Si l'on prend, par exemple, les résultats obtenus en présence d'une solution d'acide sulfurique à 8 p. 100, on voit que les valeurs correspondant aux lots I, II et V vont en croissant au cours du temps. Pour les lots I, II les teneurs en eau sont sensiblement les mêmes au départ ; elles augmentent encore notablement entre seize et vingt-quatre heures. On peut dire qu'à coup sûr l'état d'équilibre doit être atteint pour une valeur supérieure à 95 d'eau et sans doute à 100 d'eau p. 100 secs. Pour le lot V, il y a encore une augmentation légère de la teneur en eau entre la seconde et la troisième détermination. Mais la température n'est pas rigoureusement la même. Elle s'élève de 34° à 34,2, et cette variation de température est susceptible d'expliquer, pour une part, la variation de teneur en eau. Le lot IV fournit, au contraire, un cas dans lequel l'équilibre va se trouver atteint après une perte en eau de la Mousse ; la teneur en eau primitive était très forte ; la diminution de teneur en eau est encore rapide après vingt-quatre heures, puisque, au cours des huit dernières heures, la Mousse perd encore 25 d'eau p. 100 secs. La teneur en eau à l'équilibre doit donc être nettement inférieure à 169. Le lot III et le lot VI avaient une teneur en eau primitive peu différente de celle qui correspond à l'équilibre. Les variations sont donc très lentes. Pour le lot III, il y a d'abord augmentation pendant les seize premières heures ; puis, pendant les huit heures suivantes, la teneur en eau demeure la même, malgré une légère élévation de la température. Pour le lot VI, les teneurs en eau sont sensiblement fixes. On voit que

toutes les valeurs, étant donné le sens des variations observées pendant les dernières heures, tendent à se rapprocher d'une valeur commune qui serait à peu près 115 d'eau p. 100 secs. Dans certains cas, la valeur semble plus basse : le lot VI indiquerait plutôt 110 d'eau p. 100 secs. L'expérience a été faite sur un lot de Mousses conservé au laboratoire depuis une quinzaine de jours, et nous aurons l'occasion de voir que dans ces conditions l'imbibabilité de la Mousse se trouve toujours plus faible. En admettant même qu'il y ait dans cette détermination un écart de ± 5 p. 100, étant donnée la nature de l'échantillonnage auquel on est obligé d'avoir recours, on voit que ce mode de détermination conduit à une mesure d'une précision très satisfaisante.

Résumé et discussion des résultats. — Les résultats de cette étude sont résumés dans le tableau XV :

Mélange réglant la tension de vapeur.	Température.		
	14°	24°	34°
Eau	(65)	(77)	(140)
SO ₄ H ₂ 8 p. 100	56	59	115
— 16 —	39,2	38,3	52
— 24 —	33,3	26,5	40
— 32 —	29,3		

Si l'on veut traduire ces résultats en exprimant les teneurs en eau correspondant à des tensions de vapeur relatives, séparées par des intervalles égaux, on obtient le tableau XVI :

Tension de vapeur relative.	Température.		
	14°	24°	34°
(1,00)	(65)	(77)	(140)
0,95	50	54	105
0,90	38	36,5	48
0,85	34	28,5	42
0,80	31	»	»
0,75	29	»	»

Ainsi, il existe une différence avec les résultats qui ont été obtenus pour les tensions de vapeur des solutions d'acide sulfurique : une solution de même concentration a très sensiblement, à toute température, une tension de vapeur qu'est dans un même rapport avec la tension de vapeur saturante. Nous avons, par exemple, pour une tension de vapeur relative de 0,832 aux températures de 14°, 24°, 34°, des solutions à 312, 312, 312 d'eau p. 100 d'acide sulfurique.

Il se produit donc pour la Mousse, du fait de la variation de température, une variation d'affinité pour l'eau que ne présente pas la solution d'acide sulfurique ; l'importance de la différence entre les résultats obtenus à 34° et à 24° ne permet pas de penser qu'il y ait là une erreur systématique. Il semble donc que du fait de la variation de température se produise dans la Mousse une modification s'exprimant par une variation de l'affinité pour l'eau. Le sens de la variation dépend non seulement de la température (à même tension de vapeur relative, l'imbibition est plus forte à 34° qu'à 24°), mais aussi de la teneur en eau déjà réalisée dans la Mousse : au-dessous de 50 d'eau p. 100 secs, l'affinité pour l'eau décroît quand on passe de 14° à 24° ; au-dessus, elle croît pour la même variation de température.

On pourrait songer à rapporter des variations de cette nature à des variations de la viscosité du protoplasma sur laquelle agissent à la fois et la température et la teneur en eau.

Conséquences biologiques. — Quelles devront être, dans la nature, les conséquences de ces caractères ? Comme nous l'avions vu plus haut pour une température particulière, quelle que soit la température, le moindre déficit de saturation aura pour effet de faire tomber à des valeurs assez basses la teneur en eau de la Mousse. Seule une température élevée agirait différemment. Les limites méridionales de l'extension de l'*H. triquetrum*, forme holoarctique, rendent ici cette particularité inefficace.

Au total, dans nos régions où le degré hygrométrique est fréquemment assez bas, à toute température la teneur en eau des Mousses se trouvera nécessairement très faible, si elle peut réaliser l'équilibre avec l'atmosphère. L'existence de dispositi-

tions ralentissant la réalisation de l'état d'équilibre et, d'autre part, la reviviscence, sont donc pour les Mousses des nécessités biologiques.

C. — Cas particulier : tensions de vapeur voisines de la saturation.

1. Lorsqu'on détermine l'imbibition maxima dont une Mousse est susceptible dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, on peut opérer en plaçant un lot de Mousses partiellement desséchées dans l'atmosphère avec laquelle il doit se mettre en équilibre. Il semblerait, *a priori*, que la Mousse doive, dans ces conditions, se charger d'eau progressivement à l'égal d'une Mousse placée dans l'eau. Les expériences rapportées précédemment ont montré qu'il n'en est point ainsi.

A 24 degrés, des Mousses dont la teneur en eau primitive est de 40 p. 100 secs sont portées après quarante et une heures à 70 d'eau p. 100 secs. Dans les sept heures vingt-cinq minutes qui suivent, la teneur en eau passe seulement à 72 d'eau p. 100 secs. La lenteur avec laquelle elle en absorbe encore est très grande ; il semble pratiquement impossible que l'échantillon considéré puisse atteindre une teneur en eau de 170 à 200 p. 100 secs, qui est celle qui se trouve réalisée après immersion et saturation de la Mousse dans l'eau à cette température et essorage même prolongé par la centrifugeuse. C'est au contraire entre 75 et 80 d'eau p. 100 secs environ que s'arrête, suivant les lots, la teneur en eau de la Mousse placée dans une atmosphère en présence d'eau.

Mais, d'autre part, lorsqu'on place des Mousses imbibées dans une atmosphère limitée à côté d'une grande masse d'eau, on s'attendrait à ce que la teneur en eau des Mousses ne variât point et qu'elles demeurassent saturées d'eau. Or, quelles que soient les précautions que l'on prenne pour éviter les causes d'erreurs et surtout même les plus légères variations de température, on constate que la Mousse perd progressivement de son poids.

Les expériences que j'ai réalisées sur ce sujet étaient faites suivant les techniques indiquées précédemment, en veillant surtout au maintien des conditions de température. La régularité de marche du thermostat était étroitement surveillée ; et, grâce à une agitation convenable, l'écart de température entre deux de ses points était inférieur à $0^{\circ},10$.

Malgré ces précautions, on voit diminuer progressivement le poids du lot de Mousses considéré.

$T = 34^{\circ}$; atmosphère en présence d'eau distillée.

Temps.	0	16 h.	23 h. 20 m.	39 h. 20
Eau p. 100 secs.....	—	244	206	181
Diminution moyenne par heure.....	—	2,4	3,4	1,45

2. Quelles sont, au cours d'une manipulation, les causes de diminution de poids de la Mousse ? Si, par hypothèse, l'atmosphère de l'exsiccateur en présence d'une large surface d'eau est saturée d'eau et si la Mousse ne peut perdre de l'eau en atmosphère saturée, c'est uniquement pendant les manipulations d'ouverture et de pesée que la Mousse va baisser de poids. Il est possible d'écartier cette interprétation en déterminant l'ordre de grandeur de la quantité d'eau perdue de la sorte, par une manipulation : l'expérience consiste à charger deux exsiccateurs identiques avec deux échantillons de Mousses provenant du même lot. Pour l'un des exsiccateurs, on procède successivement, au cours de deux ou trois jours, à une série de pesées, six par exemple; pour l'autre, on se contente d'une seule pesée au bout de trois jours ; les résultats d'une telle expérience figurent ci-après. On voit que chaque manipulation détermine la perte d'une petite quantité d'eau, mais on trouve surtout la confirmation du fait que, dans une atmosphère en présence d'eau à l'état liquide, un échantillon de Mousse saturé d'eau a perdu progressivement une partie de l'eau qu'il contenait.

$T = 34^{\circ}$; atmosphère en présence d'eau distillée.

Temps (h. m.)	0	15,40	24	40	48	64	72
Eau pour { Lot I	285	251	224	200	176	158	145
100 secs. { Lot II	295						170

3. On peut expliquer ce phénomène de deux façons :

a. Si l'on suppose que l'atmosphère placée en présence d'eau est saturée de vapeur d'eau, il faut admettre que la Mousse vaporise de l'eau dans l'atmosphère saturée ; l'eau en excès se recondenserait en certains points de l'exsiccateur, et, par exemple, au contact de la masse d'eau qui en occupe le fond. Il est aisément de trouver des analogies. C'est ce qui passerait, par exemple, si la Mousse était à une température très légèrement supérieure à celle de l'enceinte. C'est encore ce qui se passe lorsque, tandis qu'il assimile, un végétal insolé émet, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, l'eau qu'on voit se recondenser sur les parois de la cloche sous laquelle il a été placé.

Mais cette émission de vapeur d'eau serait-elle, comme dans l'un ou l'autre de ces deux cas, une particularité caractéristique de l'état de vie, soit qu'elle se produise contre les lois de la physique du monde inorganique, si la Mousse est rigoureusement à la même température que le milieu, soit qu'elle s'accorde avec ses lois, si la Mousse se trouve maintenir en elle, du fait de sa respiration par exemple, une température légèrement supérieure à celle du milieu ? Il est aisément de faire la comparaison avec ce qui se passe dans le cas où l'on remplace la Mousse vivante par un lot comparable de Mousse morte et, par exemple, cuite à l'étuve à 110°. C'est une expérience témoin de cette sorte dont les résultats figurent dans le tableau XVII :

Lots.	Teneur en eau des Mousses (pour 100 secs.).	Poids d'eau perdu par gr. sec et par heure (mgr.).	
		De 0 à 16 heures.	De 16 à 23 heures.
Mousses vivantes	249	0,212	0,201
{ mortes	215	0,176	0,176
Mousses vivantes	117,5	0,061	0,082
motes	119,5	0,068	0,087

(T = 14°,8. Les deux lots ont été immergés le même temps

dans l'eau; la différence d'imbibition tient à la cuisson préalable, à 110°, des Mousses du deuxième lot.)

On voit que la variation de poids est à peu près de même ordre, qu'il s'agisse de Mousses vivantes et de Mousses mortes. Il semble donc qu'il faille chercher non dans le jeu de forces de nature différente, mais au contraire dans celui de forces physiques identiques dans les deux cas, l'explication des résultats expérimentaux.

b. Si l'on suppose, au contraire, que l'atmosphère n'est pas saturée de vapeur d'eau, on est obligé d'admettre une définition de la saturation un peu différente de celle à laquelle on est classiquement habitué. On a coutume de considérer l'état de saturation comme celui qui s'instaure bientôt de lui-même lorsqu'une atmosphère finie, de petites dimensions, est laissée en présence d'un liquide. Le liquide émet une vapeur qui se répand par diffusion dans tout l'espace qui lui est offert. 2 centimètres cubes quelconques prélevés dans la masse de cette atmosphère contiennent une quantité strictement égale de vapeur d'eau : chaque centimètre cube est saturé de vapeur d'eau.

Un tel état de saturation peut-il exister? La diffusion est-elle une force suffisante pour réaliser un équilibre des tensions de vapeur dans une atmosphère d'autant plus faible dimension même que celle que je considère ici ? Ou n'y a-t-il point plutôt nécessité, pour réaliser de la sorte la saturation, d'avoir recours à l'agitation, au brassage constant du milieu?

Il semble qu'il en soit ainsi pour tous les échanges qui se produisent entre un liquide et un gaz mis en présence. Le cas est tout à fait net en ce qui concerne la solubilité des gaz dans les liquides. On ne saurait réaliser expérimentalement la saturation d'un liquide avec un gaz donné qu'en recourant à une agitation déterminant constamment un mélange intime du liquide et du gaz. C'est par une telle méthode, par exemple, que WINCKLER a pu déterminer la solubilité de l'oxygène dans l'eau. Lorsqu'on agite de l'eau en présence d'oxygène, on voit baisser progressivement la pression du gaz jusqu'à une valeur fixe qu'on ne dépassera point, même si l'on poursuit

l'agitation. On dit à ce moment que le liquide est saturé de gaz dans les conditions de l'expérience.

On peut se demander quel est, dans une telle expérience, l'effet de l'agitation.

a. Nécessairement elle hâte la réalisation de l'état d'équilibre. Il est possible qu'en un temps infini de l'eau, au contact d'oxygène gazeux à la pression atmosphérique, en dissolue autant que le fait l'agitation employée par WINCKLER; il est possible que dans de l'air, en contact avec une surface d'eau liquide, l'atmosphère se charge en un temps infini d'autant de vapeur d'eau par centimètre cube que l'on en obtiendrait en mélangeant l'eau d'une façon intime à l'air après la chute des particules formées par pulvérisation, par exemple. L'agitation, augmentant considérablement la vitesse des transports que réaliseraient, sans elle, la diffusion, amènerait ainsi à portée de nos prises des équilibres absolument irréalisables pour nous, sans elle.

b. Mais, de plus, l'agitation peut intervenir autrement : elle correspond à l'introduction d'énergies importantes dans le milieu. C'est précisément parce qu'elle vainc des inerties que l'agitation hâte la réalisation des états d'équilibre. Les vitesses de diffusion mesurées donnaient en quelque sorte la mesure des forces d'inertie qui retardaien l'obtention de l'état final, et c'est pour une part parce qu'elle supprime ces forces d'inertie que l'agitation en rend l'obtention plus rapide. Mais n'est-il point possible qu'une partie de l'énergie mise en jeu ait pour effet de déplacer l'état d'équilibre lui-même. On a tendance à se représenter l'équilibre sous une forme statique, impliquant l'immobilité parfaite des éléments en présence. N'est-il pas plus probable que des deux mouvements qui peuvent se produire—dissolution du gaz dans l'eau et libération du gaz dissous, ou dans le second cas, vaporisation du liquide et condensation des vapeurs,—tous deux se réalisent en même temps, à tout moment, même lorsque l'équilibre est atteint. Cet équilibre ne serait alors que statistique : disons, par exemple, que, dans le cas des vapeurs, le nombre des molécules d'eau vaporisées en un temps t serait égal au nombre de molécules de vapeur récupérées par le

liquide ou les couches superficielles des parois. S'il en est ainsi, s'il y a des échanges entre le liquide et l'atmosphère, même à l'équilibre, l'agitation ne saurait être sans effet sur l'équilibre lui-même que si elle agit de même sur la libération, par le liquide, de molécules de vapeur et la fixation de molécules par les surfaces qui les peuvent absorber. Autrement dit, une partie de l'énergie mise en jeu pourrait être utilisée pour augmenter ou abaisser la teneur de l'atmosphère en vapeur d'eau, pour modifier l'équilibre par rapport à celui qui se réaliseraient en un temps infini dans une atmosphère immobile.

γ. Enfin, l'agitation peut jouer un autre rôle. Elle peut être utilisée pour éliminer du milieu l'action de certaines forces, celle de la pesanteur, par exemple, qui peuvent affecter chaque point du milieu d'une caractéristique locale différente. Les molécules d'un gaz en solution dans un liquide, subissant l'action de la pesanteur différemment des molécules du solvant, se répartissent-elles uniformément au sein du liquide en repos? Les molécules de vapeur émises par l'eau sont-elles, malgré la pesanteur, uniformément réparties dans l'atmosphère au-dessus de l'eau? On conçoit que, s'il fallait répondre par la négative à ces deux questions, l'agitation aurait pour effet non seulement de hâter la réalisation de l'équilibre, mais encore d'en modifier la nature.

Quel que soit le type d'équilibre de vapeur qu'on obtient, en un temps infini, dans une atmosphère en présence d'un liquide ou rapidement, en ayant, par un artifice, momentanément dépassé la saturation, il est plus utile de connaître l'état qui se réalise dans la pratique en présence d'eau à l'état liquide, en atmosphère calme. Soit, placée dans un thermostat à parois transparentes, une enceinte transparente contenant une masse de Mousses ou plus simplement une matière imbibable saturée d'eau. Disposons dans l'appareil un hygromètre à condensation rempli d'une certaine masse d'eau et susceptible d'être déplacé très doucement dans l'intérieur de l'enceinte. Attendons qu'il se trouve ainsi que la masse d'eau qu'il contient en équilibre de température avec le milieu. Tant qu'il sera placé à une certaine distance du corps imbibable, le miroir de l'hygromètre demeurera parfaitement

clair : lorsqu'on l'amènera au voisinage du corps mouillé sans qu'il y ait eu la moindre variation de température de la surface du miroir, nous verrons apparaître une buée. Il y adonne une différence de teneur en eau entre les divers points de l'atmosphère, puisque le point de rosée n'est pas le même au loin et auprès du corps imbibable. Si la surface qui émet la vapeur d'eau présente une forme irrégulière, s'il s'agit, par exemple, de brins de Mousse complètement mouillés, on pourra, en approchant doucement le miroir d'un brin de Mousse, voir apparaître un halo reproduisant exactement, en plus épais, la silhouette du brin. On est donc amené à conclure que chaque brin de Mousse se trouve entouré d'une atmosphère où la tension de vapeur est plus forte que dans le reste de l'enceinte et qu'il existe ainsi, dans une atmosphère calme, un gradient des tensions de vapeur à partir de la surface émettrice. Si celle-ci est un plan horizontal, la surface de l'eau, par exemple, on peut voir se former le dépôt de rosée sur la surface miroitée jusqu'à une certaine hauteur, comme si tous les points situés à une même distance du liquide présentaient exactement la même teneur en vapeur d'eau.

L'ordre de grandeur des variations de tension de vapeur, en atmosphère limitée et de petit volume, est assez faible, car au voisinage, puis à 10 centimètres de la surface émettrice, il n'y a pas une différence de plus de $0^{\circ},2$ dans les points de rosée. Mais une différence de cet ordre est suffisante pour laisser supposer que, dans ces conditions expérimentales, la notion classique de saturation ne saurait avoir qu'une valeur théorique. Puisque, au contraire, il existe un gradient des tensions de vapeur autour d'un corps mouillé, il devient possible d'expliquer une perte progressive de poids par vaporisation d'eau, dans un milieu maintenu pourtant en présence d'une importante masse liquide. Il semble logique de penser que la vapeur émise par la Mousse se trouve partiellement, du fait de la pesanteur par exemple, entraînée vers les régions les plus basses de l'atmosphère et qu'elle entre, là, dans le cycle des échanges entre la surface du liquide et l'atmosphère. De la sorte, elle est perdue pour la Mousse, dont ce sont d'ailleurs précisément, même dans une cenceinte fermée, en pré-

sence d'eau, les parties les plus élevées qui se dessèchent.

4. Mais, dès lors, on comprend que les résultats obtenus dans l'étude des échanges d'eau entre les Mousses et l'atmosphère dépendent, pour une part, des conditions expérimentales. C'est ainsi, par exemple, que la distance entre la surface de l'eau et les Mousses, la présence de leur support formant nécessairement un écran qui les isole de l'atmosphère plus chargée en vapeur d'eau placée au-dessous d'elles, abaissent la teneur en eau à laquelle elles peuvent atteindre par fixation d'eau de l'atmosphère : après deux cent quarante heures de séjour dans une atmosphère où il est suspendu à 3 ou 4 centimètres au-dessus de l'eau, sans aucun obstacle interposé, à 14°, un lot de Mousses dont la teneur en était de 24,5 p. 100 secs, est parvenu à la teneur de 115 p. 100 secs. La vitesse avec laquelle il continue, à ce moment, à se charger d'eau est excessivement faible. L'état d'équilibre est donc sans doute au voisinage de 120 p. 100 secs. Or, dans la même enceinte, pour un lot de Mousses placé sur un verre de montre à 10 centimètres au-dessus de la surface de l'eau (distance plus grande et présence d'un écran), l'équilibre, atteint plus rapidement, est au voisinage de 65 d'eau p. 100 secs.

Ces considérations modifient-elles les résultats énoncés précédemment ? Bien peu, car, indépendamment des expériences où l'état d'équilibre était atteint par variation de la teneur en eau d'un petit lot de Mousses en présence d'une grande masse de liquide réglant la tension de vapeur, il a été fait des déterminations directes de la tension de vapeur sur des Mousses de teneurs en eau données. Il y a eu concordance aussi exacte que possible entre les deux séries de résultats. C'est seulement à propos des tensions de vapeur très voisines de la saturation que les résultats se trouvent discordants, nous venons de voir pourquoi. C'est donc uniquement dans le cas de ces tensions de vapeur élevées que les considérations que je viens d'exposer ont l'occasion de s'appliquer. Dans le tableau XVI, il n'y a sans doute que les valeurs numériques de la première ligne qui se trouvent, pour une part, sous la dépendance des conditions expérimentales ; aussi ai-je indiqué sous réserves, entre parenthèses, les valeurs ainsi obtenues.

CHAPITRE II

VITESSE DE MISE EN ÉQUILIBRE DES MOUSSES AVEC L'ATMOSPHÈRE

L'étude de l'hydratation des Mousses par la vapeur d'eau comportait nécessairement, à côté de la détermination de l'état d'équilibre, celle de la vitesse avec laquelle cet état se réalise. Cette partie est difficile à étudier. En effet, les conditions même de l'expérience peuvent agir de façon à modifier cette vitesse ; le dispositif expérimental prend une importance très grande : il faut que la surface évaporante soit suffisante.

A. Étude physico-chimique. — 1. INFLUENCE DE LA TENEUR EN EAU DES MOUSSES SUR LA VITESSE DES ÉCHANGES D'EAU. — La teneur en eau des Mousses influe directement sur la vitesse des échanges d'eau entre les Mousses et l'atmosphère : des Mousses, de teneurs en eau diverses, placées dans des atmosphères de même tension de vapeur, prennent ou perdent en un même temps des quantités d'eau différentes suivant leur teneur en eau ; c'est ce que montre le tableau XVIII :

Température.	Tension de vapeur (mm. Hg.).	Teneur en eau de la Mousse.		Eau prise (+) ou perdue (-) par heure par un lot de Mousses pesant sec 1 gr.	
		Au début de l'expérience % secs.	A la fin de l'expérience % secs.	Moyenne de 0 à 16 heures.	Moyenne de 16 à 24 heures.
14°,8	11,9	265 119,5 18,2	191 102 46,6	— 0,0238 — 0,0067 + 0,0164	— 0,0221 — 0,0094 + 0,0034
14°,8	9,1	123 19,7 12	35,7 25 24,8	— 0,0416 + 0,0031 + 0,0077	— 0,0300 + 0,0003 + 0,0008

La comparaison des quantités d'eau prises ou perdues pendant les deux périodes considérées successivement vérifie d'ailleurs les résultats indiqués par la comparaison des divers lots, dans une même période.

2. INFLUENCE DE LA TENSION DE VAPEUR DE L'ATMOSPHÈRE SUR LA VITESSE DES ÉCHANGES D'EAU. — La tension de vapeur de l'atmosphère influe également sur la vitesse des échanges d'eau. Des Mousses appartenant à un même lot placées en présence de tensions de vapeur diverses perdent ou prennent en un même temps des quantités d'eau variables suivant la tension de vapeur de l'atmosphère (Tableau XIX) :

Température.	Tension de vapeur.	Teneur en eau des Mousses à 0 heures.	Eau prise (+) ou perdue (-) par heure par un lot de Mousses pesant sec, 1 gr.	
			Moyenne de 16 heures.	Moyenne de 16 à 24 heures.
14,8	12,4	119,5	— 0,0062	— 0,0079
	11,9		— 0,0067	— 0,0092
	11,3		— 0,0165	— 0,0169
	10,5		— 0,0278	— 0,0250
	9,4		— 0,0417	— 0,0299
14,8	12,4	19	+ 0,0187	+ 0,0041
	11,9		+ 0,0164	+ 0,0034
	11,3		+ 0,0113	+ 0,0016
	10,5		+ 0,0066	+ 0,0017
	9,4		+ 0,0031	+ 0,0003

On voit que, dans tous les cas, la variation des vitesses, en fonction de celles des teneurs en eau, est à peu près régulière.

3. INFLUENCE DES TEMPÉRATURES. — En ce qui concerne l'influence des températures sur la vitesse de mise en équilibre des Mousses avec le milieu, il se présente de suite une difficulté : nous avons vu que l'état d'équilibre entre les Mousses et l'atmosphère se trouve réalisé pour des teneurs en eau différentes suivant la température. On pourra évidemment montrer l'action de la température en faisant la comparaison des vitesses des échanges, à même tension de vapeur et à même teneur en eau. C'est ce qu'indique le tableau XX :

Température.	Tension de vapeur.	Teneur en eau des Mousses à 0 h.	Eau prise (+) ou perdue (-) par heure par un lot de Mousses pesant sec 1 gr.	
			Moyenne de 0 à 15 h.	Moyenne de 15 à 23 h.
6,9	7,4	17,4	+ 0,0237	+ 0,0029
12,8	7,4	17,2	+ 0,0012	+ 0,0002
25,2	8,9	18,2	- 0,0027	0
35,7	7,8	18	- 0,0052	+ 0,0003

On voit que des Mousses de même teneur en eau absorbent d'autant plus de vapeur d'eau ou en perdent d'autant moins en un temps donné que, à tension de vapeur fixe, la température est plus basse.

Pour mettre vraiment en évidence l'influence de la température sur la vitesse des échanges d'eau, il vaudrait mieux choisir, à diverses températures, des conditions de teneur en eau des Mousses et de tensions de vapeur des atmosphères telles que, dans chaque cas, la fraction non satisfaite de l'affinité des Mousses pour l'eau soit la même. On aurait une mesure de l'action de la température sur la vitesse des échanges d'eau en déterminant, dans chaque cas, le temps nécessaire pour que soit satisfaite une même petite fraction de cette affinité.

B. Étude biologique. — Si, dans l'étude des phénomènes physico-chimiques qui règlent la vie des Mousses, l'étude des vitesses des échanges d'eau entre la Mousse et l'atmosphère ne présente qu'un intérêt secondaire, à cause de l'importance qu'ont alors les conditions d'expérience, dans la biologie de la Mousse, la vitesse de ces échanges se trouve posséder un rôle de premier ordre. Il est donc utile d'étudier d'abord cette vitesse au laboratoire dans des conditions expérimentales permettant la comparaison avec la nature. Il doit être fructueux d'autre part, pour la recherche écologique qui terminera ce travail, de rapprocher de l'*H. triquetrum* dans la même étude, des formes avec lesquelles il entre en concurrence et qui le supplantent souvent, lorsque les conditions de vie deviennent précaires.

L'étude biologique des échanges d'eau doit comprendre deux parties : l'étude de la dessiccation et celle de l'hydratation.

I. *La vitesse de dessiccation des Mousses.* — Entre quelles limites va-t-on étudier la vitesse de dessiccation des Mousses? Il m'a semblé préférable d'envisager dans les mêmes expériences les échanges qui se produisent entre la Mousse et l'atmosphère depuis le cas où la Mousse est saturée d'eau et en conserve extérieurement à sa surface jusqu'à la dessiccation totale. J'aurai à revenir plus loin sur la définition et l'étude de la quantité d'eau maxima. Il suffit, pour l'instant, de savoir que j'appelle charge aqueuse de la Mousse la masse totale qu'elle garde dans ses brins à un moment donné. Le premier temps de la dessiccation sera donc la perte de l'eau extérieure à la Mousse; le second, la perte de l'eau qui l'imbibe. Le second seul semble être biologique. Le premier présente un intérêt capital parce qu'il commande le début du second. De plus, il est réglé par une caractéristique biologique essentielle : la forme des surfaces de la Mousse.

L'étude de la dessiccation devait être faite sur des brins isolés, puis sur les touffes de Mousses à leur état normal. Les expériences ont eu lieu en présence d'atmosphères pratiquement illimitées (chambre de 36 mètres cubes par exemple), où les mouvements de l'air étaient peu importants (porte et fenêtres fermées) à l'obscurité et dont enfin l'atmosphère avait une tension de vapeur moins variable que celle de l'atmosphère extérieure et toujours assez notablement inférieure à la saturation (humidité relative de 0,3 à 0,65).

1. EXPÉRIENCES AVEC BRINS ISOLÉS. — a. *Régularité du phénomène de dessiccation.* — Voici la comparaison, à divers moments, des teneurs en eau de deux lots d'*H. triquetrum* de la forme type, recueillis dans deux stations différentes. Les brins avaient été avant l'expérience immersés dans l'eau pendant une heure et égouttés dix minutes.

Tableau XXI. Température, 20° ; humidité relative, 0,50.

Numéro du lot.	Poids d'eau p. 100 secs à :				
	0 h.	1 h. 20 m.	6 h. 12 m.	10 h. 7 m.	22 h. 32 m.
1	812,2	623,6	133,1	61,3	47,7
2	835	645,6	142,1	60,9	47,5

On voit que, dans une atmosphère immobile où la tension de vapeur est faible, huit heures environ après avoir été chargés d'eau au maximum, les brins d'*H. triquetrum* sont amenés à une teneur en eau telle que la courbe représentant le poids d'eau retenu par la Mousse change d'orientation. Elle est analogue à une hyperbole équilatérale : presque asymptote à l'axe des y dans sa première partie, elle devient, à partir de six à huit heures, asymptote à l'axe des x . C'est nécessairement la nature de la liaison de l'eau à la Mousse qui détermine, en chaque point, la pente de la courbe. Entre six heures et dix heures est complètement disparue dans l'expérience précédente l'eau extérieure ou très faiblement liée à la Mousse.

b. *Comparaison de diverses espèces.* — J'ai reproduit le même type d'expérience en utilisant diverses espèces, sous la forme de brins isolés. Le tableau suivant indique les résultats expérimentaux rapportés à 100 grammes de parties sèches (Tableau XXII).

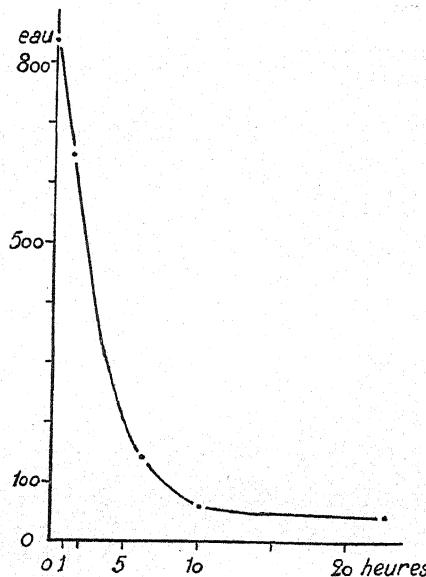


Fig. 12. — Courbe représentant la vitesse de dessiccation de l'*H. triquetrum*, en brins isolés.

Temps (h. min.)	<i>H. purum.</i>	<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. cypress.</i>	<i>Dicranum.</i>	<i>Polytrichum.</i>
0,	1 494,3	869,5	841,3	579,1	311,9
1,40	1 266,3	676,7	759,8	354,2	222,9
3,10	1 082,3	509,7	631	224,3	155
5,20	772,9	259,4	394,3	39,8	59,4
7	587	113,1	280,3	16,4	27
10,30	237,8	18,8	24,2	16,4	15,4
20	15,5	18	19,7	17,4	16,4

Pour chacune des espèces au début, la vitesse de dessiccation est constante : c'est l'eau extérieure à la Mousse qui s'évapore. Cette vitesse est assez analogue pour les diverses Mousses. Aussi la dessiccation proprement dite de la Mousse commence-t-elle d'autant plus tard que la charge aqueuse de la Mousse était plus forte au départ. C'est pourquoi l'*H. purum* se trouve le dernier desséché.

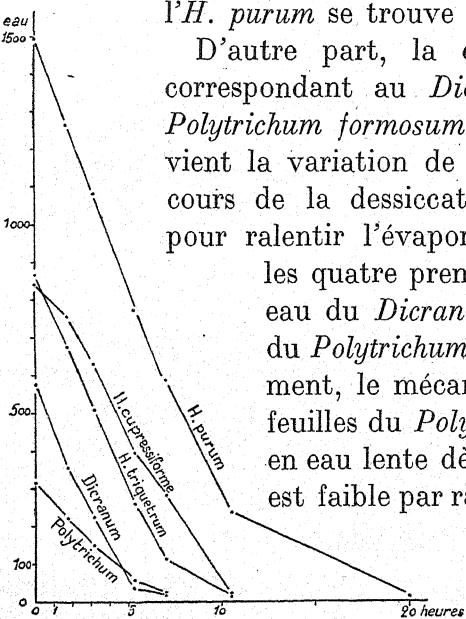


Fig. 13. — Comparaison des vitesses de dessiccation, pour diverses espèces de Mousses, en brins isolés.

Cette comparaison montre que pour les deux dernières espèces, l'absence de reploiement des feuilles empêche l'augmentation de la surface d'évaporation et ralentit donc la dessiccation.

c. *Comparaison des vitesses d'évaporation pour les diverses formes de croissance de l'« H. triquetrum ».* — J'ai appliquée la même méthode à propos des diverses formes d'*H. triquetrum*. Il m'était impossible de les comparer toutes en même temps ; on trouvera dans les deux tableaux ci-dessous l'indication des comparaisons entre la forme type et trois des formes de croissance définies plus haut.

Expérience I. — Les Mousses de type normal ont été recueillies à Suzac, près Royan. Les Mousses du second lot

les quatre premières heures, la charge en eau du *Dicranum* est supérieure à celle du *Polytrichum* ; mais, dès avant ce moment, le mécanisme de reploiement des feuilles du *Polytrichum* a joué et la perte en eau lente dès le début (car la surface est faible par rapport à la masse) devient encore moins rapide : le *Dicranum* atteint alors des teneurs en eau plus basses.

Pour l'*H. triquetrum*, la courbe de dessiccation

correspondent à la forme n° 4, qui se développe sur terrain sec à une lumière moyenne (xéromorphose) (Tableau XXIII) :

Temps (h. min.).	Forme type.	Forme n° 4.
0	824,4	658
0,50	724,5	584
4,5	392	304
10	38	34
23,30	22	23

Expérience II. — Mousses récoltées à Saumur. L'expérience comporte un lot de la forme type, un lot développé à la lumière vive dans une station humide (forme n° 2) et un lot développé à la lumière faible dans une station très sombre (forme n° 3) (Tableau XXIV) :

Temps (h. min.).	Forme type.	Forme n° 2.	Forme n° 3.
0	853,5	942	709
1	723	816	602
3,55	381	398	302
9	48	102	29
24,5	25	19	19

On voit que l'allure des courbes exprimant la vitesse d'évaporation pour des brins de Mousses isolés les uns des autres, que l'on place dans les mêmes conditions, est à peine différente; peut-être la pente est-elle un peu plus rapide dans le cas de la forme n° 2 ; on ne voit, en tout cas, aucune des courbes couper une courbe voisine. Les différences sont donc trop faibles pour qu'on puisse conclure de ces expériences à une différenciation physiologique des formes de croissance.

2. VITESSE DE DESSICCATION DES MOUSSES CONSERVÉES EN TOUFFES. — Le type même de l'expérience ainsi réalisée avec brins isolés ne correspond pas vraiment aux conditions rencontrées dans la nature. On obtient évidemment des renseignements biologiquement plus importants en faisant des déterminations analogues sur des lots de Mousses maintenues en touffes comme à l'état naturel. J'ai fait plusieurs expériences d'après ce principe, soit pour comparer entre elles des espèces de Mousses différentes, soit pour rechercher les différences

existant entre [les formes biologiques de l'*H. triquetrum*.

Mes expériences se classent en deux groupes : dans les unes, le lot prélevé à l'intérieur de la touffe était maintenu dans sa forme et dans ses dimensions à l'aide d'un léger fil de métal qui l'entourait, tandis que, dans les autres, il était disposé à l'intérieur d'un petit cristallisoir. Le premier type d'expérience soumettait donc les Mousses non seulement à une évaporation par la pointe des brins, c'est-à-dire par la surface normalement libre de la touffe, mais aussi par le côté des brins, qui se trouve dans la nature placé à l'intérieur de la touffe. Dans l'autre type, l'évaporation se trouvait limitée à la surface même qui sur le terrain constituait la surface de la touffe.

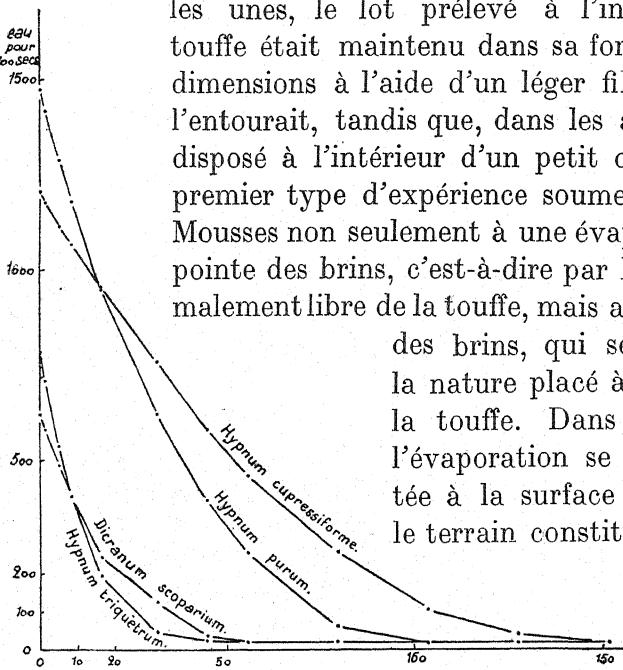


Fig. 14. — Comparaison des vitesses de dessiccation pour plusieurs espèces de Mousses conservées en touffes.

a. Comparaison de diverses espèces.
Expérience I. — Il s'a-

git, pour l'*H. triquetrum*, de la forme type ; pour l'*H. purum*, d'une forme à brins dressés constituant des tapis compacts. L'*H. cupressiforme* appartient à la variété *uncinatum* (Tableau XXV, fig. 14) :

Temps (h. min.).	<i>H. purum.</i>	<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. cupress.</i>	<i>Dicranum.</i>
0	1 471	783	1 204	620
1,20	1 417	708	1 176	580
5	1 287	537	1 113	487
8,20	1 178	405	1 067	405
16,45	946	194	952	243
31,20	619	45	755	125
44,40	392	23	578	35
55,35	254	22	457	21
79,35	62	22	256	19
108,35	17	21	102	19
127,35	18	22	40	19
151,35	18	21	17	19

On voit que chacun des lots perd son eau avec une grande régularité. La vitesse de dessiccation est d'ailleurs différente pour les divers lots. Les courbes se coupent, deux par deux. *L'H. purum* comporte, au début de l'expérience, une charge aqueuse plus importante que *l'H. cupressiforme*; mais la texture de la touffe est beaucoup plus lâche; aussi, dès la seizième heure, les teneurs en eau par gramme sec sont-elles devenues les mêmes. La pente de chacune des courbes se continuant régulièrement, *l'H. purum* est sec au bout de cent heures environ, *l'H. cupressiforme* au bout de cent cinquante et une heures seulement.

A ces premières formes, qui ont en commun une charge aqueuse très importante, s'opposent le *Dicranum scoparium* et *l'H. triquetrum*. Là encore, les deux courbes se coupent, car *l'H. triquetrum* possède la charge aqueuse la plus forte (un quart en plus environ). Au bout de huit heures, les charges aqueuses sont égalisées. Au bout de quarante-quatre heures seulement, le *Dicranum* se trouve à l'état de dessiccation atteint par *l'Hypnum* dès la trentième heure.

Au total, pour arriver à la même teneur en eau à partir de leur charge aqueuse maxima, *l'H. triquetrum* mettra quarante heures là où le *Dicranum* en mettra cinquante, *l'H. purum* cent et *l'H. cupressiforme* cent vingt. On devine quelle doit être l'importance de ces caractères différents pour la biologie de ces diverses Mousses.

Expérience II. — Une seconde série d'expériences sur la vitesse de dessiccation de diverses Mousses a été faite en re-

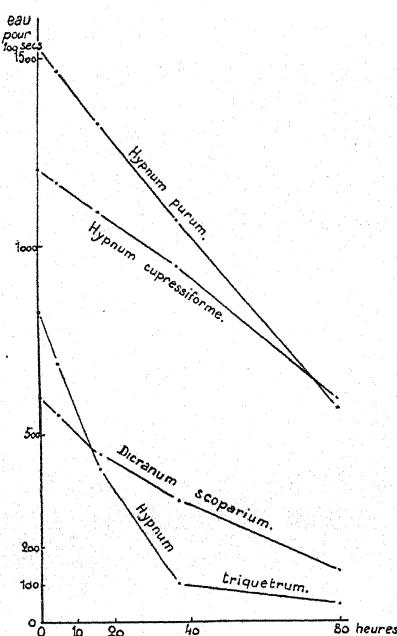


Fig. 15. — Autre type d'expérience sur la vitesse de dessiccation de diverses espèces de Mousses, en touffes.

treignant l'évaporation à la surface même de la touffe, comme cela doit vraisemblablement se produire dans les colonies fermées. Les déterminations ont porté sur les mêmes espèces que précédemment (Tableau XXVI, fig. 15) :

Temps (heures).	<i>H. purum.</i>	<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. cupress.</i>	<i>Dicranum.</i>
0	1 527	825	1 201	598
5	1 464	688	1 169	552
16	1 327	409	1 092	448
37	1 072	102	943	322
80	572	45	598	135

Dans ces expériences, les vitesses de dessiccation sont nettement moindres que dans l'expérience précédente. Au lieu de neuf heures pour perdre la moitié de sa charge aqueuse, l'*H. triquetrum* a mis cette fois quinze heures. Le sens des différences entre les espèces demeure le même.

Expérience III. — Elle a été réalisée à l'aide de touffes de Mousses formant des surfaces plus considérables (80 centimètres carrés environ) pour tenter la détermination du poids d'eau perdu par centimètre carré de la surface du sol couverte par la touffe et par heure. Lorsque les Mousses ont été saturées d'eau et que les espaces capillaires que détermine la présence de leurs feuilles et de leurs rameaux sont occupés par de l'eau, entre la seconde et la dixième heure environ, la perte de poids par heure est absolument régulière. Elle dépend évidemment, pour une grande part, de la tension de vapeur de l'atmosphère où se produit l'évaporation, et la valeur trouvée dans une expérience particulière n'a pas une signification absolue. Elle permet simplement la comparaison entre les divers types de surface réalisés par des mousses de morphologie différente.

Les valeurs obtenues dans une telle expérience indiquent pour la perte par heure et par centimètre carré de surface du sol :

Pour l'*H. triquetrum* : 10^{mg,3} ;

Pour l'*H. purum* : 5^{mg,5} ;

Pour l'*H. cupressiforme* : 5^{mg,7} ;

Pour le *Dicranum scoparium* : 7^{mg,0}.

b. *Comparaison des diverses formes de croissance de l'H. triquetrum.* — Une série d'expériences analogues ont été faites à l'aide de touffes d'*H. triquetrum* appartenant à la forme type et aux formes n°s 2 et 3. Il s'agissait de Mousses récoltées à Saumur, en mai (Tableau XXVII, fig. 16).

Temps (h. min.).	Forme type.	Forme n° 2.	Forme n° 3.
0	754	914	702
4,40	632	811	567
21	286	539	143
36	108	354	62
79	49	72	35

Cette expérience a été faite dans des conditions comparables

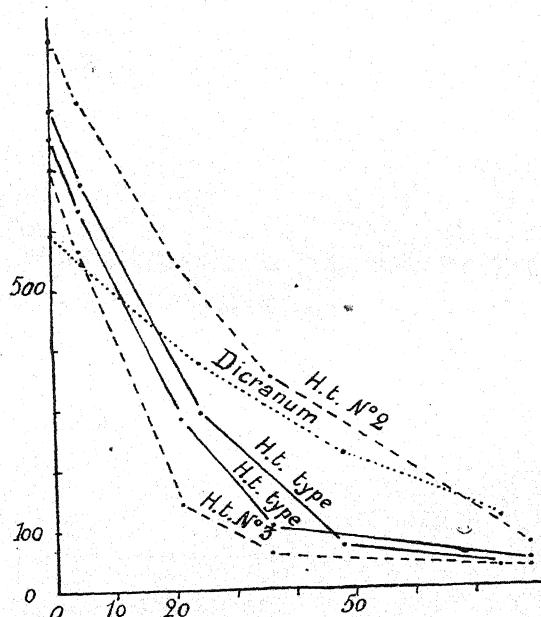


Fig. 16. — Comparaison des vitesses de dessiccation pour diverses formes de croissance de l'*H. triquetrum* et pour le *Dicranum scoparium*.

à la seconde série d'expériences, les Mousses étant placées à l'intérieur d'un cristallisoir.

On voit que la vitesse de dessiccation pour les divers échantillons est assez différente. La forme de croissance développée

au soleil et à l'humidité, caractérisée par l'existence de nombreux rameaux dressés formant par leurs pointes une surface à peu près continue, présente une vitesse de dessiccation beaucoup moindre que la forme normale. Sa charge aqueuse, par gramme de Mousse, est plus forte; elle en perd proportionnellement une fraction moindre en un même temps : sa teneur en eau est donc toujours sensiblement supérieure à conditions égales. Pour passer de la charge aqueuse qui est réalisée après égouttage à une teneur en eau de 100 p. 100 secs, tandis que la forme type mettra trente-six heures, la forme n° 2 aura besoin de soixante-cinq heures. Au contraire, la forme n° 3 présente une vitesse de dessiccation plus grande que la forme type. Sa charge aqueuse par gramme sec est moindre et sa dessiccation plus vite réalisée.

Il eût été intéressant d'obtenir une détermination semblable à propos de la station sèche et de lumière moyenne (n° 4); elle est impossible, car on ne peut conserver à un ensemble de brins de cette forme la disposition qu'ils ont sur le terrain : la vitesse de dessiccation doit être analogue à ce qu'elle est pour des brins isolés, c'est-à-dire sensiblement plus rapide.

J'ai pu comparer encore, dans des conditions expérimentales analogues à celles de la dernière expérience, la vitesse de dessiccation de la forme type d'*H. triquetrum* et celle du *Dicranum scoparium* (Tableau XXVIII, fig. 16).

Temps (h. min.)	<i>H. triquetrum</i> (forme type)	<i>Dicranum scoparium</i>
0	798	592
5	678	545
24,10	295	379
48	72	218
74	36	119

On voit que, là encore, les deux courbes qui représentent la perte de poids de l'*H. triquetrum* et du *Dicranum scoparium* se coupent : la dessiccation est beaucoup plus rapide pour l'*H. triquetrum*. Si, d'autre part, on compare la vitesse de dessiccation du *Dicranum scoparium* à celle de la forme 2 de l'*H. triquetrum* étudié dans l'expérience précédente, on voit

que le *Dicranum* se dessèche beaucoup moins rapidement que cette forme n° 2 elle-même; autrement dit, la forme n° 2, mieux adaptée par l'ensemble de ses caractères de ramification à supporter la dessiccation, n'est pas encore à ce point de vue comparable au *Dicranum* étudié.

Pour l'*H. triquetrum*, la variation physiologique par laquelle s'exprime l'adaptation est moins considérable que l'adaptation morphologique elle-même. Pourtant, à propos de cette différence de vitesse d'évaporation, nous rencontrons une différence nette dans le mode de fonctionnement des diverses formes de croissance de l'*H. triquetrum*.

II. *Vitesse d'absorption de la vapeur d'eau de l'atmosphère*.—

De même que nous venons de voir qu'une étude des vitesses de perte de l'eau peut être faite au laboratoire, soit à propos de Mousses d'espèces différentes, soit à propos des diverses formes de croissance d'une seule espèce, de même on peut comparer les vitesses d'hydratation à partir de la vapeur d'eau. Mais là surtout les conditions expérimentales doivent présenter une importance considérable. La vitesse des échanges dépend non seulement de la teneur en eau de la Mousse (et par suite de sa tension de vapeur) et de la tension de vapeur réalisée dans l'atmosphère, mais encore du rapport des surfaces de contact entre la Mousse et l'atmosphère d'une part, entre la source de vapeur et l'atmosphère d'autre part. Aussi les résultats obtenus n'ont-ils rien que de relatif : les surfaces des divers lots de Mousses étant du même ordre de grandeur (car le poids des lots, avant l'expérience, était le même); c'est seulement l'identité ou la diversité des vitesses d'absorption que l'expérience fera connaître.

1. TECHNIQUE.— Des lots de Mousses préalablement desséchés ensemble sur l'acide sulfurique étaient placés à l'obscurité sous une cloche de 10 litres, en même temps qu'un cristallisoir contenant de l'eau (surface 210 centimètres carrés). Ainsi les Mousses se trouvaient en contact avec une même atmosphère non très éloignée d'être saturée de vapeur d'eau; l'expérience était faite à 20° (variation entre 18° et 22°). J'ai utilisé, comme précédemment, soit des brins épargillés offrant

la plus grande surface absorbante possible, soit des Mousses conservées en touffes et placées dans de petits cristallisoirs de verre, de manière à ce que l'absorption se fasse simplement par la surface de la touffe.

2. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX. — Les résultats de ces expériences figurent dans les tableaux ci-dessous, qui indiquent la teneur en eau p. 100 secs, calculée d'après le poids sec déterminé en fin d'expérience.

a. *Comparaison entre diverses espèces :*

Expérience I. — Lots constitués de brins éparpillés (Tableau XXIX) :

Temps (h. min.).	<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. purum.</i>	<i>Dicranum scoparium.</i>	<i>Polytrichum formosum.</i>
0	6,5	5,8	7,2	10,1
2,40	31,7	30,8	28,9	27,7
8	42,2	42,9	40,5	40,1
21,30	51,4	52,2	50,8	50,2
31,30	54,1	54,7	53,5	52,9
48	53,9	54,8	53,8	52,7
70	54,9	55,5	54,8	53,5

On voit que l'état final n'est véritablement atteint, au bout

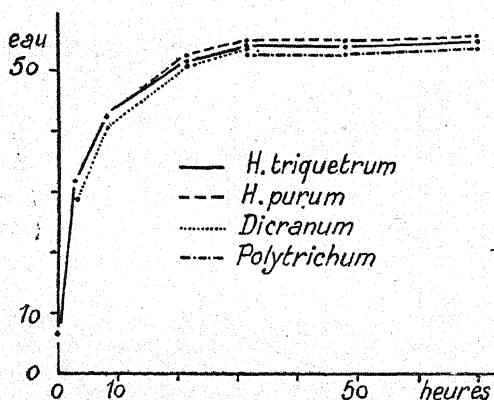


Fig. 17. — Vitesse d'absorption de la vapeur d'eau par diverses espèces en brins éparpillés.

final sont sensiblement les mêmes. Il est cependant certain que les surfaces correspondant à une même masse de Mousses ne sont pas absolument les mêmes pour les divers lots. On

de soixante-dix heures, pour aucune des Mousses. Mais les variations réalisées dans les dernières vingt-quatre heures tiennent sans doute en partie à la variation de température. En tout cas, l'allure des diverses courbes est la même, c'est-à-dire que la vitesse d'hydratation et l'état

n'oserait rapporter à cette différence les différences si faibles qu'on trouve ici ; lorsqu'est réalisé un certain rapport entre la surface absorbante et la surface émettrice de vapeur d'eau, c'est uniquement la vitesse de la diffusion de la vapeur qui règle la vitesse des échanges.

Expérience II. — Lots constitués par des Mousses en touffes (Tableau XXX) :

Temps (h. min.).	<i>H. triquetrum</i> .	<i>H. purum</i> .	<i>H. cupressiforme</i> .	<i>Dicranum scoparium</i> .
0	5,8	5	5,5	6
6	25,1	24,4	18,6	19,5
13,40	31,7	30,9	23,8	26,4
24	37,9	37,5	29,2	35
26,40	39	39,1	30,1	36,5
51	44,5	46,9	34,5	45,4
64	44,5	48,3	34,9	46,9

On voit que, dans plusieurs cas, l'équilibre ne doit pas être absolument atteint. Les teneurs en eau auxquelles on parvient sont nettement inférieures à celles que réalisait l'hydratation des brins isolés. Les échantillons sont d'ailleurs d'autant plus éloignés de l'état d'équilibre que leur texture est plus serrée : l'*H. cupressiforme* montre tout à fait nettement les relations entre la structure de la touffe et la vitesse d'absorption de la vapeur d'eau. Dans ce mode d'imbibition, seule la partie superficielle de la touffe se sature de la vapeur d'eau. On voit, d'autre part, que, pour les Mousses en touffes plus lâches, il y a des différences nettes entre les vitesses d'absorption par les différentes espèces. Pour l'*H. triquetrum* et l'*H. purum* dans la première partie de la courbe, il n'y a pas de différence sen-

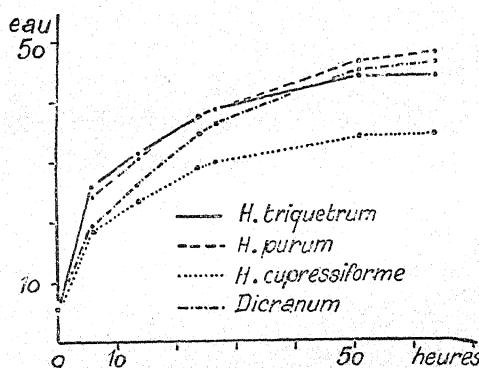


Fig. 18. — Vitesse d'absorption de la vapeur d'eau par diverses espèces conservées en touffes.

Fig. 18. — Vitesse d'absorption de la vapeur d'eau par diverses espèces conservées en touffes.

sible; à la fin seulement les deux courbes se séparent. Le *Dicranum scoparium*, d'abord nettement en retard sur l'*H. triquetrum*, le rattrape et le dépasse en fin d'expérience. Quoi qu'il en soit, les différences sont ici peu importantes, peut-être d'ailleurs par suite des conditions expérimentales.

Ces recherches ne sont pas les premières qui aient été faites sur ce sujet.

MÜLLER (K.) a fait divers essais sur l'absorption d'eau par les Mousses ; il a comparé entre elles, en particulier, l'absorption à partir de la vapeur d'eau atmosphérique pour toute une série d'espèces. Les renseignements qu'il donne pour un temps d'absorption égal à six heures conduisent à des résultats surprenants : *Catharinea undulata*, par exemple, absorberait 2,7 de son poids primitif en six heures, *Hylocomium squarrosum* 3,8, *Anomodon viticulosus* 6,9, *Neckera pennata* 10,2 p. 100 de son poids. Il y aurait donc, suivant les espèces considérées, variation de 1 à 4 dans la quantité absorbée. En ce qui concerne l'état final, l'absorption ne serait pas terminée après quatorze jours. A ce moment, il existerait encore une importante différence dans les teneurs en eau, *Neckera pennata* ayant presque absorbé 60 p. 100 de son poids primitif et *Anomodon viticulosus* un peu moins de 40 p. 100. Je ne puis, malheureusement, rapprocher ces résultats de ceux que j'ai obtenus, MÜLLER ne disant pas s'il opère sur des Mousses maintenues en touffes ou dissociées en brins séparés. Il me semble étonnant que la saturation ne se trouve pas réalisée au bout de quatorze jours : il y a lieu de se demander quel rapport il y avait entre la surface émettant la vapeur d'eau et les surfaces absorbantes. Enfin MÜLLER n'indique pas l'état dans lequel se trouvaient les Mousses au début de l'expérience et quelle était alors leur teneur en eau.

b. *Les diverses formes de croissance de l' « H. triquetrum ».* — Je n'ai sur ce sujet qu'une expérience. C'est la comparaison de la forme type et de la forme n° 4 développée sur terrain sec à une lumière moyenne. La première est en touffe, dans un cristallisoir ; la seconde en brins, comme elle est répartie sur le terrain (Tableau XXXI) :

Temps (h. min.).	Forme type.	Forme n° 4.
0	7,2	7,4
4	22,5	30,1
7 50	27,8	32,3
24	33,4	53,5
48	43,3	56,1
72	46,5	56

La fixation de vapeur d'eau est bien plus rapide pour la forme 4, naturellement dissociée et offrant une grande surface de contact avec l'atmosphère. La comparaison avec les résultats obtenus précédemment, pour la forme type, en brins isolés, montre qu'il n'y a pas de différence appréciable dans les états d'équilibre auxquels on parvient. Si cette forme présente des adaptations physiologiques et peut utiliser mieux la vapeur d'eau atmosphérique, c'est au mode de groupement de ses brins qu'elle le doit.

III. Influence de la radiation solaire sur la vitesse d'évaporation. — Comparaison des diverses espèces de Mousses.

Les résultats des expériences, dépendant de plusieurs variables, sont seulement relatifs. En voici un exemple, obtenu pour des lots de Mousses enfermés dans des manchons de toile cirée et, après dix minutes d'égouttage puis six heures de conservation à l'obscurité, isolés pendant douze minutes (température de l'air : 17°2 ; point de rosée : 15°).

L'H. triquetrum exposé aux rayons solaires a perdu par centimètre carré de surface de la touffe 0gr,131 par heure, tandis que l'*H. purum* a perdu 0gr,059, l'*H. cupressiforme* 0gr,078, le *Dicranum scoparium* 0gr,085.

Ces valeurs n'ont pas une signification absolue ; on voit qu'elles sont environ dix fois plus grandes que celles qui avaient été obtenues dans une expérience analogue où la tension de vapeur (avec déficit de saturation élevé) réglait seule l'évaporation. Elles montrent qu'il y a proportionnalité entre l'action de la radiation solaire et l'action de la tension de vapeur de l'atmosphère sur la perte en eau.

II. — RECHERCHES SUR LES ÉCHANGES ENTRE LA MOUSSE ET L'EAU LIQUIDE

Comment la Mousse se mouille. — Un brin d'*H. triquetrum*, plongé dans l'eau après séchage dans l'atmosphère du laboratoire, se mouille. Le mouillage n'est pas uniforme et, malgré la vitesse avec laquelle l'imbibition et le mouillage se produisent, l'équilibre n'est pas réalisé instantanément : la Mousse entraîne sous l'eau une quantité d'air qui ne l'abandonne que peu à peu, sous la forme de bulles plus ou moins grosses.

S'agit-il d'air qui serait intérieur à la Mousse, ayant pénétré dans les membranes desséchées et que déplacerait l'entrée de l'eau dans la masse de Mousse ? S'agit-il d'une mince couche d'air demeuré sur toutes les surfaces et que détacherait le mouillage ? En opérant avec une feuille isolée qu'on introduit vivement dans l'eau, à la pointe d'une aiguille fine, on peut voir qu'après l'immersion il ne sort aucune bulle d'air et que ce n'est qu'accidentellement qu'on en entraîne sous l'eau.

De même il ne sort point d'air d'une tige immergée et coupée sous l'eau. En plongeant dans l'eau un petit rameau d'*H. triquetrum* sec, une branche latérale, par exemple, on voit comment se trouve entraînée sous l'eau, puis libérée une telle quantité d'air. L'eau s'arrête d'abord uniquement sur les parties saillantes, sur lesquelles elle prend appui; ce sont nécessairement seulement les parties terminales des feuilles avec la face externe desquelles l'eau est entrée en contact; il reste de la sorte autour de l'axe, à l'intérieur de la gaine formée par les feuilles, un manchon d'air isolant de l'eau l'axe et la base des feuilles. Mais presque instantanément les membranes se sont imbibées d'eau ; l'eau glisse sur toutes les surfaces qu'elle mouille, détachant d'elles l'air qui les recouvrait. C'est alors que celui-ci se rassemble en bulles arrondies maintenues un instant entre les feuilles, puis libérées.

Mais, dans la Mousse, tout ne se mouille pas ainsi : les pointes

des rameaux et surtout des axes principaux sont garnies de feuilles rapprochées formant bourgeon. Là où la croissance n'est pas terminée, les feuilles se recouvrent étroitement, s'emboîtent les unes dans les autres comme les écailles d'un bulbe. Toute cette partie fortement serrée ne se mouille pas, ou plutôt l'air demeure entre les feuilles presque accolées, tandis que celles-ci s'imbibent et reprennent toute leur turgescence. Après plusieurs jours de séjour dans une eau riche en gaz, on voit encore chacun des bourgeons former une masse opaque où de l'air demeure inclus. Il faut remarquer que de la sorte le point végétatif de chaque axe et de chaque rameau reste protégé du contact direct de l'eau.

Au bout d'un temps suffisant, l'air contenu dans le bourgeon se dissout dans l'eau, et la Mousse se trouve mouillée et imbibée totalement.

CHAPITRE PREMIER

LA TENEUR EN EAU DE LA MOUSSE

A. — L'état d'équilibre.

A. Un lot de Mousse immergé dans l'eau, à une température t , présente, lorsqu'il est en équilibre avec cette eau, une certaine imbibition. On peut imaginer la possibilité de déterminer cette *teneur en eau théorique* en séparant parfaitement la Mousse de l'eau qui l'entoure et en comparant son poids humide et son poids sec.

B. Mais comment séparer la Mousse de l'eau qui l'entoure ? Autrement dit, comment réaliser un essorage qui fasse disparaître de la masse étudiée ce qu'elle portait d'eau sur ses surfaces ?

Essai de diverses techniques d'essorage. — L'essorage peut être fait de manières diverses : à la main, ou bien à la centrifugeuse. A la main : les Mousses, dans un linge, sont secouées jusqu'à ce qu'on ne voie plus, par les taches qu'elles font sur un sol sec, sortir de gouttelettes d'eau de la masse essorée. A la centrifugeuse : on définit exactement les conditions dans lesquelles on opère, temps de rotation, nombre de tours par minute, la distance de l'axe étant caractéristique de la machine utilisée. Pour séparer les Mousses essorées de l'eau qu'elles cèdent, on opère comme suit : les tubes de centrifugeuse sont garnis, au fond, de sable de Fontainebleau sec ; on le recouvre d'une petite couche de coton hydrophile, puis de quelques rondelles de papier-filtre, obturant complètement la lumière du tube. L'eau qui abandonne les Mousses s'amasse sous le sable au fond du tube. Il est bon d'ailleurs de procéder par avance à un essorage rapide à la main, pour diminuer la quantité d'eau à extraire.

C. Fixité des résultats. — 1. POUR UN MÊME LOT DANS DES DÉTERMINATIONS SUCCESSIVES. — Une même méthode d'essorage répétée à propos d'un même lot est susceptible de fournir des résultats concordants : trois déterminations successives pour un même lot parvenu à son imbibition maxima essoré à la main ont donné par exemple :

312, 312 et 301 d'eau p. 100 secs.

L'écart est ici de 3 p. 100. D'une façon générale, cet écart demeure par cette technique inférieur à 5 p. 100. On peut donc montrer, avec elle, des différences de teneur en eau de 10 p. 100 environ.

L'essorage à la centrifugeuse pendant trois minutes, à 3 000 tours à la minute, a donné pour un autre lot des mêmes Mousses :

175, 175,5, 174 d'eau p. 100 secs.

L'écart est ici de 0,8 p. 100, et généralement inférieur à 2 p. 100. Une variation de 3 à 5 p. 100, montrée par cette méthode, présente donc une signification.

Ainsi les deux techniques d'essorage utilisées amènent également à obtenir avec un même lot de Mousses des valeurs fixes. Ces valeurs sont donc bien caractéristiques du lot de Mousses considéré. L'emploi de la centrifugeuse semble préférable du point de vue de la constance des résultats obtenus. Mais la manipulation des Mousses nécessaire pour les centrifuger amène à briser des brins. Aussi le tassemement n'est-il bientôt plus le même d'une fois à l'autre, et, au delà de trois essorages successifs, on voit la manipulation devenir de plus en plus délicate à cause des menus fragments et les résultats varier un peu selon qu'on dissocie ou conserve intactes les sortes de bourres formées par les Mousses tassées. L'essorage à la main, qui garde aux brins leur forme, ne présente pas cet inconvénient, et ses résultats demeurent à peu près constants.

2. COMPARAISON DE DIVERS LOTS EN MÊME TEMPS. — Étant donnée une masse de Mousse de même origine, il est possible d'obtenir par la même méthode, pour des échantillons diffé-

rents, des déterminations très comparables. L'essorage est alors pratiqué de préférence en même temps pour les divers échantillons. Chacun d'eux est enveloppé dans un linge. On les place côte à côte dans un autre linge servant à l'essorage. Par exemple, pour trois lots d'*H. triquetrum* de même origine et traités de même façon, ces teneurs en eau obtenues dans ces conditions sont :

286, 312 et 302

et présentent donc entre elles un écart de 8,5 p. 100. Ces différences tiennent, pour une part, à l'imprécision de l'échantillonage, pour une part à la méthode elle-même. Comparative-
ment, sur les mêmes lots après utilisation pour une expérience puis retour à l'état normal, on obtient, par centrifugation :

172,5, 175,5 et 176,5 d'eau p. 100 secs,

soit un écart de 2,5 p. 100.

Enfin, avec les deux méthodes, il est toujours possible, lorsque l'essorage a besoin d'être très exactement comparable à celui d'une expérience précédente, de contrôler l'identité des forces utilisées par une expérience témoin : on peut essorer en même temps que le lot de Mousses un fragment d'éponge par exemple; deux essorages comparables l'amèneront au même poids humide.

D. Résultats expérimentaux. — COMPARAISON ET DISCUSSION DES RÉSULTATS. — Si l'on compare en grandeur absolue les résultats obtenus par l'essorage à la main et par la centrifugation, on constate qu'ils ne se correspondent aucunement. Il faut donc, pour répondre à la question posée : « détermination de la teneur en eau que présente la Mousse après immersion », discuter la valeur des deux résultats obtenus.

Essorage à la main. — Des Mousses qui auront subi l'essorage à la main sont susceptibles de perdre encore de l'eau par essorage à la centrifugeuse. Il n'y a là rien d'étonnant. Elles présentent encore de l'eau extérieure à leur tissu et dont l'essorage à la main ne les a pas débarrassées, car des forces capillaires supérieures à la pesanteur et à la force centrifuge utilisée la maintiennent. Il y a, par exemple, de l'eau qui demeure

à la base des feuilles près de leur insertion sur l'axe, entre la surface de la tige et leur surface propre. On pourra mettre cette eau en évidence en la prélevant grâce à une force capillaire supérieure à celle qui la retenait sur la Mousse : on voit monter une colonne d'eau dans un tube effilé qu'on glisse entre la tige et la base d'une feuille. On peut vérifier, par exemple, à l'aide de ce procédé, que pour toutes feuilles successives, le long de la tige, la quantité d'eau ainsi maintenue varie peu.

Donc l'essorage à la main donne nécessairement une valeur trop forte et ne permet point de connaître la teneur en eau réelle de la Mousse après immersion.

Essorage par centrifugation. — La centrifugation peut mettre en jeu des forces variables pendant des temps variables. Il est important de savoir que la perte d'eau due à la centrifugation est réalisée très rapidement, sans avoir recours à des vitesses excessives.

Voici les différences entre les résultats obtenus avec divers types de centrifugation : j'ai opéré d'ordinaire en mettant la centrifugeuse en marche, sur le premier plot du rhéostat pendant un temps fixe, passant alors au second plot, sur lequel la centrifugation était faite pendant trois minutes. La vitesse moyenne pendant cette période était de 3 000 tours.

Dans d'autres expériences, avec la même mise en marche, la centrifugation se poursuit quinze minutes à 3 000 tours.

Dans d'autres enfin, c'est à 7 000 tours que la centrifugation est faite pendant quinze minutes.

			Minutes.	Eau p. 100 secs.
Mousses vivantes. Essorage à 3 000 tours.			3	185
—	—	—	3 000	15
—	—	—	3 000	3
—	—	—	7 000	15
— cuites.	—	—	3 000	3
—	—	—	7 000	15

On voit que le fait de prolonger la durée de la centrifugation en accélérant ou non la vitesse ne fait pas varier considérablement les résultats. Il y a dans tous les cas une diminution

de teneur en eau de 10 d'eau p. 100 secs en moyenne.

Si l'on augmente la vitesse sans augmenter le temps de centrifugation, les différences deviennent à peine sensibles.

	Minutes.	Eau p. 100 secs.
Mousses vivantes. Essorage à 3 000 tours.	3	175,5
— — — 7 000 — —	3	174

Enfin si, après centrifugation à 3 000 tours, on laisse quinze minutes à l'air dans le laboratoire le tube contenant les Mousses essorées, on constate, là encore, une perte en eau appréciable.

	Minutes.	Eau p. 100 secs.
Mousses vivantes. Essorage à 3 000 tours.	3	178
— — — 3 000 — —	3 (+ attente)	171,5

Il semble donc que la perte en eau subie par les Mousses au cours d'une centrifugation plus prolongée soit due, à partir d'un temps court, moins à une élimination d'eau essorée qu'à une vaporisation de l'eau contenue dans la Mousse.

Les erreurs possibles avec la centrifugation sont donc :

a. Erreurs par excès.

Il est vraisemblable que, par ce mode d'essorage, on entraîne toute la couche d'eau superficielle extérieure à la Mousse et qui en est détachable autrement que par vaporisation à chaud. Les forces capillaires doivent céder toutes à la force centrifuge. Les erreurs par excès (erreur due au poids de la couche d'eau, qu'on ne saurait arracher à une surface par centrifugation) sont nécessairement très faibles.

b. Erreurs par défaut.

On ne peut savoir si, en forçant la vitesse de la centrifugation ou en en prolongeant l'action, on n'obtient pas déjà par centrifugation, une fois éliminée l'eau extérieure, séparation de l'eau absorbée, mais faiblement liée aux membranes. En passant de 200 à 150 ou de 150 à 100 d'eau p. 100 secs, on ne détermine qu'un abaissement très faible de tension de vapeur ; l'eau est donc très faiblement liée ; des forces analogues à la pression due à la centrifugation sont capables peut-être d'affecter cette eau faiblement liée, et le danger est plus grand.

presque de commettre des erreurs par défaut plutôt que des erreurs par excès.

Teneur en eau des Mousses immergées. — On peut admettre, en première approximation, qu'on connaît par cette méthode de centrifugation l'ordre de grandeur de l'eau réellement absorbée par la Mousse dans son protoplasme et ses membranes, c'est-à-dire la teneur en eau vraie des Mousses immergées; elle varie suivant la saison entre 150 et 200 p. 100 secs.

B. — Modification de l'état d'équilibre.

Variations de la teneur en eau. — Là encore, c'est l'état d'équilibre auquel parviennent les Mousses après immersion dans l'eau que j'ai déterminé tout d'abord. Y a-t-il des conditions susceptibles d'affecter cet équilibre? Le problème est beaucoup moins complexe que dans le cas où l'état d'équilibre était réalisé avec l'eau prise à l'état de vapeur. Teneur en eau de la Mousse et tension de vapeur de l'atmosphère influaient avant tout sur l'état d'équilibre. Par hypothèse, la quantité d'eau en présence de laquelle se trouve la Mousse étant toujours suffisante pour l'imbiber complètement, c'est-à-dire saturer son affinité pour l'eau, le facteur teneur en eau n'a plus d'équivalent dans notre expérience. Au facteur tension de vapeur, influent lorsque l'eau est à l'état de vapeur dans l'atmosphère où se réalise l'équilibre, peut correspondre, quand l'eau est à l'état liquide, une notion un peu analogue. Considérons au sein d'une masse d'eau distillée une molécule d'eau. Elle est soumise seulement aux forces de pression qui s'exercent dans le milieu et aux forces d'attraction qui manifestent l'une sur l'autre les molécules de ce milieu. Si on introduit dans l'eau une substance imbibable, l'eau retrouvera, sitôt les mouvements achevés, l'équilibre des pressions. Les forces d'attraction préexistantes se composeront avec les forces d'attraction par lesquelles s'exprime l'affinité présentée pour l'eau par la substance imbibable desséchée. Nous pouvons introduire dans le milieu aqueux des forces supplémentaires augmentant, au sein du liquide,

la grandeur des attractions avec lesquelles doivent se composer celles du corps dont on étudie l'imbibition. C'est précisément la modification déterminée par tous les procédés qui permettent d'abaisser la tension de vapeur de l'eau, puisque la tension de vapeur exprime cette force d'expansion que présentent encore les molécules d'un liquide ou d'un solvant quand sont satisfaites les forces d'attraction qui les maintiennent en contact.

Nous retrouvons donc ici un problème tout à fait analogue à celui qui, lorsque l'équilibre se réalisait avec la vapeur, s'exprimait : variation de la teneur en eau des Mousses avec la tension de vapeur de l'atmosphère.

1. VARIATION DE L'IMBIBITION EN FONCTION DE LA TENEUR EN SELS DU MILIEU. — On peut d'abord changer la composition saline du milieu où la Mousse est immergée. Quelle est la teneur en eau pour des Mousses immergées dans des solutions de concentrations salines croissantes ?

La question présenterait le même type d'intérêt que dans le problème rappelé plus haut, si la membrane des Mousses était hémipermeable ainsi que la surface protoplasmique : de l'eau entrerait dans la Mousse jusqu'à ce que soit équilibrée l'affinité de la Mousse pour l'eau ; le sel se concentrerait dans la solution saline. Soit par étude de la variation de concentration de la solution, soit en essorant la Mousse d'une façon parfaite pour la soumettre ensuite à la dessiccation, on pourrait déterminer la teneur en eau de la Mousse. Mais si des sels pénètrent dans la Mousse en même temps que l'eau, si des substances sortent de la Mousse quand celle-ci est immergée, soit dans l'eau, soit dans une solution saline, la détermination de l'eau contenue dans la Mousse ne peut pas être faite d'une manière simple, et d'autre part les résultats changent de signification.

Du sel pénètre dans la Mousse. — Soit un lot de Mousse pesant 0^{gr},498 pour lequel on établit sur échantillon témoin que la teneur en eau est de 21 p. 100 secs ; son poids sec doit donc être de 0^{gr},4117. On l'immerge pendant vingt-quatre heures dans une solution de NO₃K de concentration 2N. On l'essore alors à la centrifugeuse, le pèse (1^{gr},1261), le

dessèche pour obtenir le poids sec (0^{gr},5207). L'augmentation de poids sec est 0^{gr},1090. Il y a donc pénétration importante du sel dans la Mousse.

Il ne s'agit pas seulement de sel extérieur à la Mousse, entraîné par la couche d'eau qui la recouvre. La solution où la Mousse a été immergée contient 0^{gr},2 de sel par centimètre cube ; la masse de sel dont s'est chargée la Mousse correspond donc à un volume de solution égal à 0^{cc},545. Ce volume pèse 0^{gr},643. Or, passée de l'air où elle contenait 2 d'eau p. 100 secs à la solution de nitrate, puis centrifugée, la Mousse se trouve avoir augmenté de 0^{gr},6276 du fait de ce que, dans la solution, elle a absorbé et retenu à sa surface. On voit, d'autre part, qu'un échantillon témoin traité de la même manière, en présence d'eau distillée, a augmenté de 0^{gr},6606. Les apparences extérieures des deux échantillons sont, après centrifugation, très analogues. Il est évident que, pour la plus grande part, la répartition de ce qui a été absorbé est la même dans les deux cas, et que le sel pénètre dans la substance de la Mousse, dans la membrane et peut-être dans le protoplasme.

Des substances sortent de la Mousse. — Ceci est déjà vrai du cas où c'est de l'eau qui se trouve opposée à la Mousse ; 1 gramme de la substance sèche d'un lot de Mousses vivantes immergé dans 50 centimètres cubes d'eau distillée abandonne, suivant les cas, de 0^{gr},008 à 0^{gr},015 d'extrait sec. Celui-ci, laissé longtemps à l'étuve à 110°, brunit, puis charbonne, indiquant nettement la présence de matières organiques.

On peut vérifier, d'autre part, que les substances qui sortent ainsi n'abaissent pas sensiblement le point cryoscopique de la solution. La variation dans les conditions définies plus haut est inférieure à —0°,005.

De plus, la présence de sels en solution dans l'eau où baigne la Mousse augmente l'importance de cette sortie de substances : on peut le montrer de deux manières. Grossièrement d'abord en abandonnant vingt-quatre heures à 110° l'extrait sec des solutions qui ont été au contact d'échantillons comparables de Mousses : l'extrait sec brunit dans tous les cas ; repris par un égal volume d'eau, il entre en solution ;

totallement, par exemple, avec le NO₃K, si les concentrations sont inférieures à N ; la teinte de la solution est d'autant plus foncée que la concentration saline est plus forte ; pour N et 2N, un résidu brunâtre, non soluble, reste en suspension dans le liquide. L'extrait sec de la solution pure de nitrate reste parfaitement incolore. On a donc là une indication colorimétrique assez grossière.

On peut, d'autre part, pour un lot de poids frais connu, après séjour de quatre-vingt-dix-huit heures par exemple dans la solution, ramener la Mousse dans un volume suffisant d'eau distillée pour qu'elle libère, en grande partie au moins, le sel qu'elle avait pu fixer. Procédant à un nouvel essorage, suivi de pesée, on détermine enfin le poids sec de la Mousse restant. Ce sont les résultats expérimentaux d'une telle expérience qui figurent dans le tableau XXXII :

N° du lot.	Traitement.	Poids après 48 h. dans l'eau. (1)	Poids après 48 h. dans la solution. (2)	Poids après 24 h. dans l'eau. (3)	Poids sec.
1	Eau	1,1848	1,1756	1,1704	0,3976
2	Solution N/2	1,1568	1,1944	1,1390	0,3720
3	— N	1,1238	1,1635	1,0775	0,3520
4	— 2N	1,1269	1,1512	1,0772	0,3503

On voit que, de la colonne 1 à la colonne 2, il y a, pour les trois lots traités par la solution saline, augmentation de poids. Mais, par comparaison entre le poids 1 et le poids 3, on constate déjà une diminution du poids frais, après centrifugation.

Si l'on compte le poids sec obtenu en fin d'expérience comme valable non seulement pour la détermination de la teneur en eau après la pesée n° 3, mais aussi après la pesée n° 1 (c'est-à-dire si l'on suppose qu'il n'est pas sorti de substances contenues dans la Mousse et que le nitrate absorbé a été complètement libéré), on trouve les résultats suivants :

	Eau p. 100 secs.	
	Avant.	Après.
	(1)	(2)
Eau.....	198	194,5
Solution N/2	211	206
— N	219,5	206
— 2N	222	207,5

L'imbibition de la Mousse est donc plus forte en fin d'expérience pour les échantillons qui ont été dans les solutions salines que pour le témoin ; les poids secs obtenus correspondent d'ailleurs exactement au stade auquel je les rapporte ici. Mais, de plus, la teneur en eau primitive *recalculée* apparaît beaucoup plus forte pour les échantillons qui ont été dans les solutions salines, et d'autant plus forte que la concentration était elle-même plus élevée.

Il ne peut s'agir là d'une erreur tenant à l'échantillonnage : nous avons vu que l'erreur possible est bien inférieure, en moyenne 2,5 p. 100 ; la variation atteint ici 12 p. 100.

Si, au contraire, on calcule d'après la teneur en eau du témoin les poids secs des divers échantillons, au début de l'expérience, et si on leur compare les poids secs réels en fin d'expérience, on peut évaluer la perte de poids sec subie par la Mousse au cours de ces manipulations. Elle est donnée ci-dessous, en p. 100 du poids sec calculé.

(2) Solution NO ₃ K, N/2	4,10
(3) — — K, N.	6,75
(4) — — K, 2N	7,35

L'indication fournie par ce calcul n'exprime pas une valeur absolue, mais bien l'excès, par rapport à l'échantillon témoin, de ce qu'ont perdu les échantillons des Mousses, dans les solutions salines.

La même expérience étant répétée avec des temps de séjour variables dans les solutions salines, j'ai trouvé comme teneurs en eau recalculées (Tableau XXXIII) :

Temps de séjour dans la solution.	1 h.	24 h.	48 h.
Eau distillée.....	182,5	184,5	198
Sol. NO ₃ K, N/2	194,5	207	211
— — N	201	208	219,5
— — 2 N	202	212	222,

et en recalculant la perte en poids sec subie, comme dans l'expérience précédente (Tableau XXXIV) :

Temps de séjour dans la solution.	1 h.	24 h.	48 h.	Moyenne.
Sol. NO ₃ K, N/2....	4,10	7,30	4,10	5,2
— — N	5,95	7,30	6,75	6,65
— — 2 N....	6,60	8,45	7,35	7,5

Ces valeurs, qui sont du même ordre de grandeur dans les diverses expériences, montrent que la quantité de substance sèche ainsi extraite est sans doute indépendante du temps de séjour dans la solution saline et dépend surtout de la concentration de celle-ci.

La sortie de ces substances pourrait être rapportée au temps où la Mousse est ramenée dans l'eau, après action de la solution saline. L'extrait sec qu'on obtient alors à partir du liquide de lavage contient surtout du sel.

Détermination de la teneur en eau. — a. *Variation de la densité de la solution.* — La variation de densité de la solution semble indiquer, dans certains cas, une très légère augmentation de concentration (de 1,091 à 1,092 par exemple) ; les variations sont trop faibles pour être interprétables.

b. *Augmentation de poids et volume de solution absorbée.* — Si, malgré l'entrée de sel dans la Mousse, malgré la sortie de substances contenues dans la Mousse, on tente la détermination de la teneur en eau, on arrive aux résultats suivants.

Dans tous les cas où le lot de Mousses a été d'abord saturé d'eau par séjour prolongé dans l'eau de source, puis, après

essorage, placé, saturé d'eau, dans les solutions salines, le poids total de l'échantillon s'abaisse d'abord par rapport au poids primitif, puis s'élève progressivement. Si la solution est très concentrée, le poids s'élève de suite.

Ces variations correspondent d'ailleurs à la réalisation d'un état d'équilibre : nous avons vu précédemment que la concentration du sel était tout à fait du même ordre de grandeur dans la Mousse et dans la solution saline ; les échanges qui se produisent entre la Mousse saturée d'eau et le milieu salin où on la plonge tendent à réaliser le même équilibre.

Un lot de Mousses à 23,5 d'eau p. 100 secs est divisé en neuf lots placés, quatre d'entre eux pendant deux heures dans l'eau de source, puis tous (après essorage pour les quatre lots mouillés) dans des solutions de nitrate de potasse. Après vingt-quatre heures, on les essore et détermine leur poids sec. Recalculant pour chacun le poids sec primitif d'après celui du lot témoin, on détermine l'augmentation de poids sec qu'on rapporte au nitrate (Tableau XXXV) :

Observations.	Eau ou solution.	Poids des Mousses à 23,5 d'eau % secs.	Poids sec.		Variation de poids sec.
			Réel, après séjour dans la solution.	Primitif calculé.	
A sec avant immersion dans la solution.	Eau	0,5119	0,4147		
	NO ³ K, N/10	0,4998	0,4153	0,4049	0,0104
	— N/2	0,5181	0,4467	0,4197	0,0270
	— N	0,5139	0,4726	0,4163	0,0563
	— 2N	0,5036	0,5283	0,4088	0,1195
Saturés d'eau avant immersion dans la solution.	NO ³ K, N/10	0,5067	0,4173	0,4105	0,0068
	— N/2	0,5129	0,4378	0,4155	0,0223
	— N	0,5045	0,4541	0,4087	0,0450
	— 2N	0,5057	0,5248	0,4097	0,1151

On voit que l'augmentation du poids sec, un peu moins importante pour les Mousses saturées d'eau au préalable, atteint déjà la même valeur à propos de la concentration 2N. Au bout de vingt-quatre heures, les échanges entre l'eau contenue dans la Mousse et le sel de la solution ont presque conduit aux teneurs en sel qui se réalisent quand la Mousse sèche

s'imbibe directement avec la solution saline. Il apparaît donc que c'est un équilibre qui se fait ainsi également par suite de la diffusion, entre la Mousse, le sel et l'eau. Pour les concentrations N/10, N/2 et N, on est également assez proche de l'équilibre, quoique le retard soit plus grand que pour 2N.

Les lots immergés directement dans les solutions salines permettent de calculer le volume de liquide absorbé par la Mousse en faisant l'hypothèse que la solution pénètre telle quelle et en calculant le volume auquel correspond la variation de poids sec. On obtient :

N/10	0 ^{cc} ,520
N/2	0 ^{cc} ,540
N.....	0 ^{cc} ,563
2 N	0 ^{cc} ,597

La quantité d'eau dont s'est augmenté le témoin pendant le même temps correspond à :

0^{cc},647.

Le volume absorbé serait donc moindre dans une solution N/10 que dans l'eau. Il augmenterait pour des valeurs plus fortes avec la concentration de la solution, restant toujours dans l'expérience étudiée au-dessous du volume absorbé dans l'eau pure.

C'est également ce que montre l'augmentation de poids des Mousses déterminée par centrifugation après séjour dans les solutions. La voici rapportée à 100 du poids frais primitif de la Mousse (Tableau XXXVI) :

Conditions.	Expérience précédente.		Autre expérience.
	Mousses immergées à sec.	Mousses imbibées avant immersion.	
Eau	126,5		125,2
Sol. NO ₃ K, N/10	125	128,4	"
— N/2	123,8	130	116,7
— N	128,3	133	123
— 2N	135,5	144	129

Ces variations sont évidemment faibles, mais suffisantes

pour être décelées par la méthode de la centrifugation.

c. *Variation de la teneur en eau.* — Mais, aussi bien dans les volumes absorbés que dans les poids déterminés après centrifugation, le sel utilisé intervient nécessairement. Toutefois, étant donné qu'on connaît :

1^o Le poids sec primitif de la Mousse déterminé par calcul d'après le témoin ;

2^o L'augmentation de poids de la Mousse dans la solution ;

3^o Et le poids du sel absorbé (déterminé par différence entre poids sec réel et poids sec calculé),

on peut trouver l'eau contenue p. 100 de poids sec de la Mousse (Tableau XXXVII) :

	Expérience I.	Expérience II.	Expérience III.
Eau.....	179	180,5	176
Sol. N/10.....	175	174	"
— N/2	170	179	161
— N	168	166,5	164
— 2N	162	147	154

On voit que la quantité d'eau contenue par gramme sec de Mousse diminue. Si la masse totale de la Mousse essorée, relativement plus faible pour les échantillons sortis des faibles concentrations, est plus élevée pour les concentrations fortes, c'est que la Mousse s'imbibe du mélange (sel + eau) et que, par là même, sa densité augmente. Mais la quantité d'eau qu'elle contient dans ses tissus n'augmente pas et même s'abaisse.

Conclusions. — La Mousse prise dans son ensemble nous apparaît donc comme éminemment perméable aux sels. La membrane l'est à coup sûr totalement. Elle constitue un système absorbant qui se laisse instantanément pénétrer par tout liquide et qui, dans une solution telle que celle de NO_3K , ne sépare point, en en absorbant un seul, les deux éléments : sel et solvant. Pour le protoplasme, la perméabilité n'est pas absolument parfaite, car, dans le tissu des feuilles d'*H. triquetrum*, on peut voir ça et là des cellules plasmolysées dans des solutions de NO_3K , N et surtout 2N. Mais la plasmolyse régresse bientôt, là où elle s'est produite, laissant deviner la

pénétration du sel dans le protoplasma lui-même. L'étude de cette perméabilité, effleurée ici seulement incidemment, serait une question intéressante susceptible de mettre en évidence les particularités d'un type spécial de protoplasme : elle fournirait peut-être des indications fort importantes pour l'explication du phénomène le plus caractéristique de la biologie des Mousses, la reviviscence.

Du point de vue de l'histoire naturelle de la Mousse, la pénétration des solutions salines aussi concentrées ne présente pas un intérêt immédiat. La pénétration des solutions étendues à travers les membranes des feuilles a, au contraire, une importance capitale. Les Muscinées sont le plus souvent assez riches en cendres. Pour l'*H. triquetrum*, un lot de Mousses provenant d'une Hêtraie sombre, en forêt de Fontainebleau, présente après un lavage très prolongé destiné à débarrasser la surface de toutes les poussières qui la recouvrent

3,55 et 3,63 p. 100 secs

de cendres, dans ses parties terminales vertes.

Les parties jaunies sont moins riches en cendres :

3,39 et 3,22 p. 100 secs.

D'où viennent ces sels, si la Mousse, à peine liée au sol, s'y ravitaille difficilement ? L'absorption directe par la surface foliaire apparaît naturellement comme le processus le plus utile et le plus simple.

D'autre part, du fait de la perte de l'eau protoplasmique au cours de la dessiccation, la Mousse voit se concentrer son contenu salin ; elle est nécessairement adaptée à vivre en présentant une forte concentration saline dans son protoplasme. Il y aura donc lieu de voir quelle est l'influence de la concentration saline sur son fonctionnement physiologique.

2. VARIATION DE L'IMBIBITION EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE. — Une seconde manière de chercher une modification de l'état d'équilibre entre la Mousse et l'eau où elle baigne consiste à faire appel à des variations des conditions extérieures telles que les permet, par exemple, la variation de la

température. Le problème est alors celui-ci : une Mousse en équilibre avec de l'eau à différentes températures présente-t-elle la même imbibition ? La question doit être posée. On sait, en effet, que la variation de température produit d'importantes variations dans l'état du protoplasme, au point de vue de la viscosité par exemple. D'ordinaire, avec l'élévation de la température, le protoplasme devient moins visqueux. La diminution de viscosité correspondrait peut-être à une diminution d'affinité pour l'eau, et alors l'équilibre serait réalisé pour une teneur en eau moindre. Mais peut-être aussi n'y a-t-il là qu'une simple modification d'état physique sans changement réel de l'affinité pour l'eau, auquel cas la teneur en eau, à l'équilibre, devrait être la même à toute température.

J'ai fait plusieurs expériences pour tenter de résoudre cette question. Elles furent du même type et non exemptes de critiques.

Des lots de Mousses aussi identiques que possible sont immergés pendant seize heures aux températures de 6°, 12°, 5 et 35° dans de l'eau de source. Au bout de ce temps, on les essore rapidement à la main, puis les soumet en même temps à la centrifugation dans les conditions de temps et de vitesse utilisées pour toutes les expériences. Pesées humides, les Mousses sont desséchées et le poids sec déterminé.

Mais, évidemment, l'essorage et la centrifugation sont faits à la température du laboratoire, c'est-à-dire qu'au moment où les poids humides des divers lots sont déterminés, ces lots sont revenus à la même température. L'ensemble des opérations jusqu'à la fin de la centrifugation, pendant laquelle la Mousse peut abandonner l'eau qu'elle porte en excédent de ce qui constituerait pour elle l'état d'équilibre, dure dix à douze minutes. L'expérience ne peut donc avoir un résultat que s'il faut plus de quinze minutes pour que commence le passage de l'état d'équilibre pour une température à un état d'équilibre pour une autre température. Sans quoi il faudrait que, pour chaque lot, la centrifugation soit faite à la température pour laquelle on étudie l'équilibre, ce qui est irréalisable.

D'autre part, il faut supposer que la centrifugation, telle qu'elle a été utilisée, n'est point susceptible de faire sortir de la Mousse une eau très faiblement liée à elle, car ce serait précisément sur cette partie de l'eau qui imbibé la Mousse que la température pourrait déterminer des variations. Or nous avons vu qu'on ne saurait être assuré que la centrifugation satisfait à cette exigence.

Quoi qu'il en soit, les résultats figurent dans le tableau XXXVIII. Il m'a paru intéressant de mettre en parallèle avec ceux qui concernent l'*H. triquetrum*, ceux qu'on peut obtenir sur le *Mnium undulatum*, qui en diffère si profondément par ses caractères physiques, chimiques et biologiques :

Température.	Teneur en eau p. 100 secs.	
	<i>H. triquetrum.</i>	<i>Mnium undulatum.</i>
6°	170	216
12°,5	172,5	221
27°	173,5	216
35°	168	218

On voit que les différences de teneur en eau ainsi réalisées sont exactement de l'ordre des erreurs d'expérience dues à l'échantillonnage, puisqu'elles sont inférieures à 3 p. 100. On ne peut donc, par cette méthode, mettre en évidence une différence de teneur en eau entre les échantillons saturés d'eau à températures différentes.

3. VARIATION DE L'IMBIBITION EN FONCTION DE L'ÉTAT PHYSIOLOGIQUE DE LA MOUSSE. — Si l'on rapproche les résultats obtenus par l'essorage soit à la main, soit à la centrifugeuse, au cours de l'année, on voit que la teneur en eau caractéristique de l'équilibre varie avec la saison. En hiver, l'imbibition de la Mousse est moindre, à température égale, qu'en été. Après une demi-heure d'immersion dans l'eau, des Mousses fraîchement cueillies donnent, après essorage à la main, 405, 373, 399, 374 d'eau p. 100 secs. En hiver, avec le même mode opératoire, on obtient, par exemple, 350, 312, 313, 321.

C'est pendant les mois de janvier et février qu'on atteint les valeurs les plus basses, pendant les mois d'avril, mai, que les valeurs sont les plus élevées ; elles faiblissent vers le milieu de l'été. Les variations climatériques momentanées au cours d'une même saison déterminent rapidement des variations du pouvoir maximum d'imbibition. C'est ainsi, par exemple, que les Mousses recueillies le 10 janvier, alors que, depuis le 20 décembre environ, la température est exceptionnellement douce et le temps humide, présentent, au maximum d'imbibition, après secouage, 370 d'eau p. 100 secs. La semaine suivante, au contraire, correspond à une période de froid (8° à 10° au-dessous de zéro pendant la nuit) ; pour la récolte du 17 janvier, la teneur en eau au maximum d'imbibition n'est plus que de 305 p. 100 secs. Les Mousses recueillies le 24, après une semaine de temps doux, indiquent 330 p. 100 secs, et celles du 31, 342 d'eau p. 100 secs. Il semble donc que la variation de teneur en eau maxima suive à peu près les oscillations de la température. Il en est de même en été : la sécheresse prolongée diminue l'imbibabilité de la Mousse.

L'examen du tissu foliaire aux divers moments de l'année donne sans doute l'explication de ces différences d'imbibition. Tandis qu'à la belle saison, lorsque l'imbibition atteint ses valeurs maxima toutes les cellules des feuilles prennent dans l'eau exactement le même aspect, il n'en est plus de même lorsque soit en été, à la suite de sécheresses, soit en hiver, après les froids rigoureux, l'imbibition se fait mal; dans une partie des cellules, le contenu protoplasmique ne se gonfle pas alors véritablement. C'est ainsi que les chloroplastes sont pressés les uns contre les autres en amas irréguliers, qui forment parfois des sortes de travées dans la cellule. Cette apparence ne s'efface pas, même par un séjour prolongé dans l'eau. Ces cellules sont sans doute en partie des cellules mortes. L'étude de la respiration de ces Mousses montre d'ailleurs que les échanges y sont, par gramme de matière sèche, beaucoup moins intenses que dans les échantillons normaux.

Et d'ailleurs l'étude de l'imbibition de Mousses tuées par passage à l'étuve à 110° montre que, dans ces conditions, l'im-

bibition maxima réalisée est plus faible. Par centrifugation par exemple, on obtiendra pour des Mousses appartenant au même lot et immergées depuis trois jours (les unes ayant été quatre heures à l'étuve): pour les Mousses vivantes, 207, 208, 212 d'eau p. 100 secs; pour les Mousses tuées, 173,5, 175, 180. L'imbibabilité traduit donc, pour une part, l'état physiologique de la Mousse.

C. — Vitesse avec laquelle se réalise l'équilibre.

Elle dépend du degré de dessiccation auquel l'échantillon étudié a été poussé.

Tant que la Mousse n'est pas descendue à une teneur en eau inférieure à 150 d'eau p. 100 secs, la saturation est pratiquement immédiate quand on immerge la Mousse dans l'eau.

Au contraire, quand on part de Mousses préalablement desséchées, on voit que la quantité d'eau dont se charge la Mousse croît d'abord avec le temps.

Des Mousses provenant du même emplacement sont réparties en deux séries de lots, les uns utilisés tels quels, les autres desséchés en présence d'acide sulfurique pendant trois jours. Les teneurs en eau (p. 100 secs) sont obtenues par essorage à la main (Tableau XXXIX) :

Temps d'immersion.	Mousses à l'état naturel.		Mousses séchées sur SO_4H_2 .	
	Lot I.	Lot II.	Lot III.	Lot IV.
0 minute	282	293	5	5
5 minutes.....	390		250	
15 —	412		311	
30 —	401		343	
9 heures	402	405	392	385

Le point de dessiccation auquel les Mousses ont été amenées a d'ailleurs une importance très grande. Dans l'expérience précédente, les vitesses d'imbibition sont relativement faibles, car la dessiccation a été poussée très loin, à un point que nous

ne trouverons jamais réalisé dans la nature. Il est intéressant de connaître, au contraire, la vitesse d'imbibition pour des Mousses amenées aux teneurs en eau qui se réalisent dans les stations naturelles.

Un lot de Mousses conservé quinze jours dans l'atmosphère du laboratoire est comparé à un lot de Mousses utilisé le lendemain même de la récolte.

Essorage par centrifugation (Tableau XL) :

Temps de séjour dans l'eau.	Lot fraîchement cueilli.	Lot conservé à sec.
0 minute.	140	24
5 minutes.	164	119
15 —	148	164
30 —	149	161
3 heures.	148	160

On voit que, pour le lot conservé à sec, en réalité, en quinze minutes, l'équilibre de teneur en eau se trouve atteint.

Les temps indiqués dans ces expériences sont d'ailleurs peut-être un peu faibles : ils indiquent les temps de séjour des Mousses dans l'eau et négligent la durée des manipulations. Or, on peut penser que, pendant ces temps de manipulation, l'eau continue à se répartir entre membranes et protoplasme, si l'imbibition de la membrane est plus rapide que celle du protoplasme.

Lorsque les Mousses ont été desséchées pendant un temps relativement court, on constate que les cellules des feuilles s'imbibent instantanément ; le gonflement de la tige, au contraire, est assez lent. Placée dans l'eau, une tige dépouillée de ses feuilles et présentant sur toute sa longueur une forme nettement aplatie a encore conservé cette même forme après quinze minutes. Les sinuosités que la dessiccation avait fait apparaître dans la tige, presque droite à l'état d'imbibition, commencent cependant à disparaître ; dix minutes plus tard, la tige est encore aplatie. C'est seulement au bout d'une demi-heure qu'on lui voit reprendre progressivement sa forme elliptique.

Lorsque la dessiccation a duré un temps important, la Mousse ne peut retrouver en une demi-heure d'immersion sa teneur en

eau primitive. C'est ainsi qu'un lot recueilli en septembre et gardé dans l'atmosphère d'un appartement présente le lendemain de la récolte, après une demi-heure d'immersion suivie d'essorage, une teneur en eau de 413 p. 100 secs. Après cinq jours de conservation à sec dans les mêmes conditions, la teneur en eau n'est plus que 357. Après vingt et un jours, 290. Et pourtant, dès le second jour de dessiccation, la teneur en eau de la Mousse n'a plus sensiblement varié: 20 d'eau p. 100 secs environ.

On voit que, néanmoins, la vitesse avec laquelle se réalise l'imbibition maxima de la Mousse dans l'eau est très grande.

CHAPITRE II

L EAU RETENUE PAR CAPILLARITÉ PAR LA MOUSSE

A. Eau retenue après action de la pesanteur : égouttage. — La connaissance de la teneur en eau théorique de la Mousse après immersion est fort importante. Elle montre, en effet, quelle quantité d'eau la Mousse porte en elle, à l'intérieur de la membrane et du protoplasme, quand l'affinité pour l'eau est satisfaite; elle permettra de voir comment, dans la nature, se répartit dans et autour de la Mousse, l'eau que nous y trouverons amenée par les phénomènes atmosphériques. Mais il m'a semblé qu'au laboratoire même pouvaient être recueillis deux autres ordres de renseignements qui nous permettront, d'une part, de comprendre les faits que montre l'observation dans la nature, d'autre part d'établir une comparaison utile entre les formes de croissance d'une même espèce et entre des espèces différentes.

a. Une première donnée correspond à la quantité d'eau que la Mousse peut garder, par capillarité, à sa surface et que fait disparaître la centrifugation. Nous avons vu que l'essorage à la main laisse subsister dans la Mousse une certaine quantité d'eau que lui retirent les forces capillaires très élevées qui sont développées par des tubes très fins. C'est surtout dans les espaces capillaires qui se trouvent entre les bases des feuilles et la tige qu'elles engagent, que l'eau extérieure à la Mousse demeure ainsi accumulée. Mais une part importante reste étendue en couche mince sur toute la surface, qui est considérable.

Si l'on suit en fonction du temps la variation de poids d'un lot de Mousses qui, après saturation par l'eau, a été abandonné à lui-même, on voit que ce poids diminue de façon d'abord

rapide, puis plus lente. Il y a écoulement de l'eau superficielle et évaporation. Au bout de dix minutes, la variation n'est plus que très lente et tient plus à la perte de poids par évaporation qu'à celle qui se produisait par écoulement de l'eau superficielle.

J'ai donc pensé utile de déterminer, dans un certain nombre de cas, la quantité d'eau qui demeure maintenue par capillarité dans la Mousse, placée pendant dix minutes sur un support permettant l'écoulement de l'eau en excès, la force de la pesanteur étant alors la seule qui se composât avec les forces capillaires et superficielles.

b. J'ai procédé comme suit :

Sur une lame de verre dépoli était étendue une bande de toile imbibée d'eau. Des brins de Mousse placés au préalable dans l'eau étaient posés, sous l'eau, sur la plaque recouverte de toile. Le tout était sorti de l'eau et placé sur un support qui maintenait une légère inclinaison (5° à 10°). L'eau en excès s'écoulait sur la toile, puis s'égouttait. Après dix minutes, les Mousses étaient transportées sur un verre de montre taré, puis pesées.

RÉSULTATS. — *a.* Les résultats obtenus avec divers lots donnent des valeurs assez comparables : avec l'*H. triquetrum*, forme type, pour 100 de matières sèches, les quantités d'eau retenues par cet égouttage varient entre 789 et 903.

Il est intéressant de mettre de suite à l'épreuve la valeur de cette notion, en déterminant quelle est sa variation pour l'*H. triquetrum* d'une forme de croissance à l'autre, et quelles différences existent, à son sujet, entre diverses espèces.

b. Comparaison des diverses formes de croissance. — Une expérience faite à Saumur permet la comparaison de lots de la forme type, de lots développés à la lumière vive dans une station humide (forme n° 2) et de lots développés à la lumière faible dans une station très sombre (forme n° 3) :

Forme type	882 et 853,5
Forme n° 2	898 et 942
Forme n° 3	740 et 709

Dans des conditions analogues, j'ai obtenu, pour l'héliomor-

phose décrite comme forme n° 2, les valeurs de 950, 965 et 920. Enfin, à Royan, j'ai pu comparer à la forme type la xéromorphose décrite comme forme n° 4 :

Forme type	850 et 824,4
Forme n° 4	720 et 658

On voit que, par égouttage, les charges en eau qui demeurent dans les *H. triquetrum* de diverses formes sont différentes. Les valeurs extrêmes qui ont été relevées sont 965 et 658 d'eau p. 100 secs, c'est-à-dire qu'elles varient de plus 20 p. 100 autour de la moyenne. La forme type est toutefois nettement plus proche du maximum que du minimum. Par ordre d'efficacité, les diverses formes se classent dans l'ordre : n° 2, 1, type, 3, 4.

c. *Comparaison de diverses espèces de Mousses.* — α . *En brins isolés.* — Il est intéressant également de comparer la manière dont se comportent, au point de vue de la conservation de l'eau, diverses espèces de Mousses. Voici, par exemple, les caractéristiques de diverses sortes pour chacune desquelles j'ai constitué deux lots différents. Ces diverses Mousses ont été recueillies sur un même terrain, à peu de distance les unes des autres.

C'est après un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau que les Mousses sont soumises aux dix minutes d'égouttage. Les brins de Mousses sont isolés les uns des autres.

	Lot I.	Lot II.
<i>Hypnum triquetrum</i>	—	—
<i>Hypnum purum</i>	869,5	841
<i>Dicranum scoparium</i>	1 494	1 453
<i>Polytrichum formosum</i>	579	541,5
	302	311

β . *En touffes.* — Une expérience analogue est faite avec des Mousses auxquelles on a gardé leur organisation en touffes. De même, c'est après un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau qu'il a été procédé à l'égouttage de dix minutes. Le poids d'eau rapporté à 100 parties de Mousse sèche est le suivant pour trois déterminations successives faites sur les quatre mêmes lots :

<i>Hypnum triquetrum</i>	740	725	715
<i>Hypnum purum</i>	1 345	1 350	1 365
<i>Hypnum cupressiforme</i>	1 065	1 045	1 045
<i>Dicranum scoparium</i>	520	500	500

La réalisation de cette expérience présente une certaine difficulté. Les brins de Mousse doivent conserver entre eux les mêmes rapports de position que dans la colonie où le lot a été prélevé. On y parvient à peu près en entourant la masse qu'on prélève et dont on sectionne les brins à leur base, sans modifier leur agencement, par un fil métallique fin, qui, sans les resserrer l'un contre l'autre, maintienne l'homogénéité de leur ensemble. Le serrage progressif détermine une variation du poids d'eau retenu : ce poids diminue d'abord, puis augmente un peu, avec la pression exercée par le fil de métal, c'est-à-dire la variation du volume.

Quoi qu'il en soit, les deux exemples donnés montrent que les diverses espèces de Mousses ne retiennent pas par capillarité dans leurs brins soit isolés, soit groupés en touffes, des quantités d'eau égales. Pour une même masse sèche, l'*H. purum* est l'espèce qui maintient la plus grande quantité d'eau; vient ensuite, comme le montre la seconde expérience, l'*H. cupressiforme* (qu'il était à peu près impossible d'étudier en brins isolés), puis l'*H. triquetrum*, le *Dicranum scoparium* et enfin le *Polytrichum formosum*. La variation du même caractère physiologique réalisée pour ces cinq espèces est très importante, puisqu'elle est sensiblement de 1 à 5, quand on passe du *Polytrichum formosum* à l'*H. purum*.

Les caractéristiques morphologiques de l'adaptation à la conservation de l'eau. — Il est utile de comparer, à propos de ces résultats, la morphologie de ces diverses espèces et de voir quelles sont les adaptations à la conservation de l'eau classiquement décrites qui se trouvent ici réalisées. On trouvera, par exemple, dans l'excellent ouvrage de GREBE, l'étude de toute une série de dispositions anatomiques auxquelles se rapporter.

1. DIFFÉRENTES ESPÈCES. — a. L'*H. purum* peut être rattaché au groupe des Mousses à feuilles concaves. « La feuille

concave, en forme de nacelle, crée un espace protégé, retenant l'humidité. Comme les feuilles se pressent étroitement l'une contre l'autre, elles renforcent leur pouvoir de retenir l'eau. » Le point important est que les feuilles de l'*H. purum* sont étroitement imbriquées. Elles se recouvrent sur un tiers environ de leur longueur ; mais surtout les bords de chaque feuille sont étroitement appliqués sur les feuilles sous-jacentes ; il ne reste que ça et là, vers la pointe des feuilles, un espace établissant la communication avec l'atmosphère sous-jacente aux feuilles. On trouvera, par exemple, que, pour un rameau jeune dont les feuilles ont une longueur de 2^{mm},1 et une largeur de 0^{mm},9, dix feuilles sont insérées sur l'axe sur une longueur de 3^{mm},3 et, tandis que la largeur de l'axe du rameau est de 0^{mm},2 à 0^{mm},25, la largeur de la tige avec ses feuilles atteint 1^{mm},5. C'est tout l'espace sous-jacent aux feuilles qui est susceptible de se remplir d'eau par immersion. Lorsqu'il s'agit de tiges d'un diamètre plus considérable, les feuilles ont une taille plus grande, mais leur disposition demeure la même ; c'est d'une manière analogue que l'eau est maintenue par capillarité entre les feuilles et les tiges qui les portent, comme on peut s'en rendre compte par l'exploration avec un tube capillaire très fin.

b. Les feuilles de l'*H. cupressiforme* sont concaves elles aussi ; beaucoup plus petites que celles de l'*H. purum*, elles déterminent, comme celles-ci, un petit espace à leur base entre la tige et elles. Mais, dans la forme type au moins, bientôt éloignées de la tige, les feuilles se recourbent en une longue et fine pointe. Chacun des axes se trouve donc entouré d'un manchon d'eau moins important que pour l'*H. purum*.

c. Pour l'*H. triquetrum*, le caractère essentiel est la forme légèrement engainante de la base de la feuille. Dans la majeure partie de sa surface, la feuille est étalée, orientée d'ailleurs non point régulièrement, perpendiculairement à l'axe, mais tantôt redressée par rapport à lui, tantôt la pointe rejetée vers le bas. Dans cette partie-là de la feuille, il ne demeure après égouttage qu'une petite quantité d'eau. Et pourtant deux dispositions anatomiques particulières en augmentent l'importance : d'une part, vers le sommet de la feuille, nombre

de cellules font saillie par leur pointe à la surface de la feuille, surtout à la face supérieure, mais un peu aussi à la face inférieure. Si l'on regarde au microscope une feuille qui a été mouillée et se dessèche peu à peu, on voit que de l'eau se rassemble autour de chacune de ces pointes cellulaires (on ne saurait leur donner le nom de *papilles* souvent employé à tort à leur sujet, puisqu'il désigne des excroissances de la membrane dans lesquelles ne pénètre point un diverticule de la cavité cellulaire, mais plutôt celui de *mamille* qui se rapporte à des «expansions creuses des parois cellulaires» (GREBE). D'autre part, comme l'ont signalé divers auteurs, la feuille est plissée : un certain nombre de plis s'étendent longitudinalement. On devra remarquer toutefois, à ce sujet, que c'est surtout à l'état sec que les plis de la feuille sont apparents ; ils disparaissent le plus souvent immédiatement et totalement par mouillage, si bien qu'ils ont peut-être un intérêt lorsqu'il s'agit de retenir l'eau à un autre moment, lorsque, la surface s'étant déjà desséchée, s'évapore l'eau contenue dans les membranes et les cellules ; mais, tant que de l'eau à l'état liquide mouille les surfaces, les plissements n'apparaissent pas sensiblement.

C'est donc surtout à cause de sa forme engainante que *I.H. triquetrum* est susceptible de retenir, entre feuille et tige, une certaine quantité d'eau. La feuille est engainante pour deux causes : sa base s'insère à la tige sur une grande longueur (fig. 20) : un nombre suffisant de mensurations établissent que cette longueur est, pour l'axe principal : 0,55 à 0,70 du périmètre, la plus grande fréquence correspondant à 0,60. Il s'agit, d'ailleurs, ici, de la longueur mesurée suivant la droite joignant les deux extrémités de l'insertion, car celle-ci, très irrégulière, représente certainement avec ses sinuosités et indentations en moyenne 70 p. 100 du périmètre.

Mais, de plus, la forme de la base de la feuille contribue à la rendre engainante. Tandis que la partie principale de la feuille forme avec l'axe qui la porte un angle aigu ou obtus assez voisin d'un droit, la base de la feuille est presque parallèle à l'axe sur lequel, plus bas, elle s'insère. Elle limite donc un espace où, entre feuille et tige, de l'eau peut s'accumuler ;

mais tantôt la lame foliaire, au-dessus de l'insertion, plaque presque sur la tige, la feuille ne faisant qu'à peine saillie sur la tige, tantôt la distance à laquelle se porte la feuille peut atteindre le quart du diamètre de la tige. L'espace ainsi déterminé se trouve donc essentiellement variable (fig. 19).

Enfin on sait que, au delà même de la ligne d'insertion, la lame foliaire déborde, formant des oreillettes. Celles-ci, qui souvent prolongent l'insertion par une petite partie décursive, sont d'abord solidaires de la base de la feuille et engainent la tige comme elles.

Plus haut, en général, là où elles ont atteint le point d'insertion de la feuille immédiatement supérieure, elles cessent d'être engainantes et s'écartent largement.

L'existence de cette sorte de gaine, qui représente pour la forme type près du septième de la longueur de la feuille, est la circonstance la plus efficace pour le maintien de l'eau, par capillarité à la surface de l'*H. triquetrum*. L'échelonnement des insertions successives, le déplacement de l'une par rapport à l'autre suivant une spirale, de telle sorte que c'est à peu près la partie médiane d'une insertion foliaire qui apparaît entre les deux bords de la feuille inférieure, font que, un peu comme dans l'*H. purum*, la tige est entourée d'une manière presque continue par un manchon d'eau, maintenue dans la mousse par capillarité.

Pour les rameaux secondaires, au contraire, les gaines foliaires n'existent pas ou sont insignifiantes ; leur pouvoir de retenir l'eau est beaucoup moins important. Pour la forme type, le résultat d'un essorage à la main portant en même temps sur les axes principaux et sur les rameaux latéraux a donné :

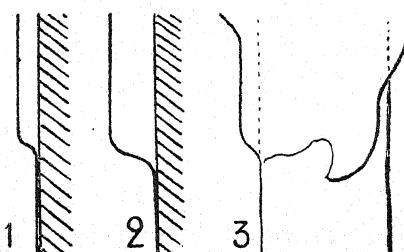


Fig. 19. — 1 et 2, schéma de l'insertion de la feuille sur l'axe : coupe transversale, montrant l'espace entre la lame foliaire et la tige ; 3, vue latérale de la base de la feuille insertion, gaine foliaire et oreillettes.

La différence se trouve d'ailleurs bien atténuée par la centrifugation.

Axes principaux : 220 d'eau p. 100 sec.

Rameaux latéraux : 207 — — —

Membrane et protoplasme. — Mais la question de la charge aqueuse de la Mousse comporte encore un autre point. Physiologiquement, il faut opposer à l'ensemble de l'eau qui est à la disposition de la Mousse ce qu'elle en contient dans son protoplasma ; l'eau retenue dans la membrane augmente la quantité de celle qui protège le protoplasme contre la dessiccation.

J'ai donc cherché quelle est, dans la Mousse, la proportion entre la membrane et le protoplasme. Une solution d'hypochlorite commerciale, étendue à 10 p. 100, ne dissout pas vraiment complètement la masse protoplasmique, même avec un temps d'attaque assez long. D'autre part, elle dissout d'autres éléments que le protoplasme, hydrolyse progressivement les membranes et désagrège les cellules. La variation de poids sec en fonction du temps d'attaque est la suivante :

Temps	15 minutes.	1 heure.	5 heures.	43 heures.
P. 100.....	— 15,14	— 22	— 25	— 38

On peut, en première approximation, supposer une sorte de compensation entre la fraction protoplasmique non dissoute et la fraction des membranes dissoute en un temps court : la proportion du protoplasme dans le poids sec de la Mousse serait de l'ordre de 20 p. 100.

On peut trouver une vérification grossière dans une détermination des dimensions relatives des membranes et des cavités cellulaires. Dessinant soigneusement à la chambre claire une coupe optique transversale d'une lame foliaire par exemple, en suivant exactement les contours internes et externes des membranes, on peut ensuite découper suivant ces lignes, peser à part les surfaces correspondant aux corps cellulaires et celles correspondant aux membranes latérales. Dans la station type, la moyenne des déterminations ainsi obtenues indique, pour 100 du total, 52 de membranes contre 48

de surface des corps cellulaires. Mais ainsi on a nécessairement négligé les membranes supérieures et inférieures, dont l'existence augmente, pour la feuille entière, en faveur des membranes, la proportion trouvée d'après la coupe optique. Si l'on tient compte également des tiges, on voit que les résultats obtenus avec l'attaque par l'hypochlorite et la pesée doivent se trouver aisément confirmés. La masse de protoplasme est faible.

Retenant plus longtemps que les membranes l'eau dont il est imbibé, le protoplasme sera protégé en quelque sorte d'abord par l'eau extérieure aux membranes, puis par l'eau qui les imbibe. Ainsi, 1 de la masse du protoplasme se trouve disposer de 40 d'eau environ, qui devront disparaître avant que soit réalisé l'état de dessiccation.

Cette importance des membranes est commune un peu à toutes les Mousses aériennes, mais elle se manifeste principalement chez les formes à adaptation xérophytique et surtout chez les Sténodictyées de AMANN. Au contraire, les Mousses dont les cellules ont de grandes dimensions (Eurydictyées) et qui sont d'ordinaire des hygrophytes ont un rapport très différent entre la masse des membranes et la masse protoplasmique. Pour le *Mnium undulatum*, par exemple, la perte de masse sèche après action de l'hypochlorite pendant une heure est de 37 p. 100. L'évaluation par une coupe optique des masses relatives dans le parenchyme foliaire donne p.100 : 16,5 de membranes, 83,5 de protoplasme.

d. Pour le *Dicranum scoparium*, les feuilles minces et longues rejetées toutes d'un même côté de la tige présentent bien à la base des oreillettes microscopiquement visibles, mais celles-ci n'élargissent pas la base de la feuille, qui s'insère sur la tige par une partie relativement étroite. Le caractère le plus marqué qui permette, chez le *Dicranum scoparium*, le maintien de l'eau dans la plante est la présence d'un feutrage de poils souvent très développé entourant la tige de la plante et s'entremêlant aux bases des feuilles. Il n'est pas d'ordinaire suffisant pour unir, comme dans d'autres espèces, les tiges voisines dans une sorte de masse spongieuse et ne forme le plus souvent à la tige, dans les stations sèches surtout, qu'une

gaine mince; mais il se trouve avoir lui aussi une importance pour le maintien de l'eau dans la Mousse, qui est, comme dans les cas précédents, entourée d'un manchon d'eau.

e. Dans le *Polytrichum formosum* enfin, les faits sont autres : les feuilles ne sont pas engainantes, leur insertion n'est pas large; il y a bien, à la base, un feutrage de rhizoïdes, mais celui-ci ne monte pas jusqu'à la région feuillée dans les échantillons récoltés sur le même terrain que les espèces précédentes et utilisés pour ces déterminations. Le caractère adaptatif essentiel pour l'espèce est la présence des lames chlorophylliennes nombreuses qui recouvrent la partie terminale de la feuille, entre lesquelles peut s'accumuler un peu d'eau. On voit qu'il ne s'agit que d'une quantité assez faible et que le *Polytrichum* se trouve être, des diverses formes étudiées ici, celle qui retient en elle la moindre quantité d'eau.

2. LES FORMES DE CROISSANCE DE L'« *H. TRIQUETRUM* ». — Il est naturel, après cet examen, de rechercher également quelles différences morphologiques pourront expliquer les différences obtenues avec les diverses formes de croissance de l'*H. triquetrum*. Cette question est nécessairement complexe, puisque la teneur en eau est déterminée par rapport à une même masse de substance sèche, il faudrait tenir compte de la manière dont varient, dans l'unité de poids de substance sèche, les proportions entre les tiges, feuilles, rameaux latéraux. Une étude aussi détaillée m'a paru inutile ; je me suis contenté de comparer sur les diverses formes trois des caractères morphologiques signalés plus haut.

a. *Espacement des feuilles le long de la tige*. — Nous avons vu que les feuilles sont d'autant plus espacées, d'une manière générale, que l'intensité lumineuse à laquelle est développée la plante est moins forte. Cet espacement aboutit à une diminution du rapport entre le poids des tiges et celui des feuilles.

La figure 20 montre, dessinée à la chambre claire, les insertions des feuilles, pour des tiges appartenant aux formes n° 3, 2 et 4, c'est-à-dire développées : à l'humidité et à l'ombre ; à l'humidité et à la lumière ; à la sécheresse et à la lumière. Le type est intermédiaire entre 2 et 3. Dans la

partie de la tige qui a terminé sa croissance, la distance moyenne entre deux feuilles successives est, pour la forme n° 3: 0mm,48; pour la forme n° 2: 0mm,30; pour la forme n° 4: 0mm,25; pour la forme type: 0mm,35 environ. On voit que la lumière à qui l'on pourrait attribuer le rôle morphologique principal, si l'on compare 3 au type et à 2, n'agit pas diffé-

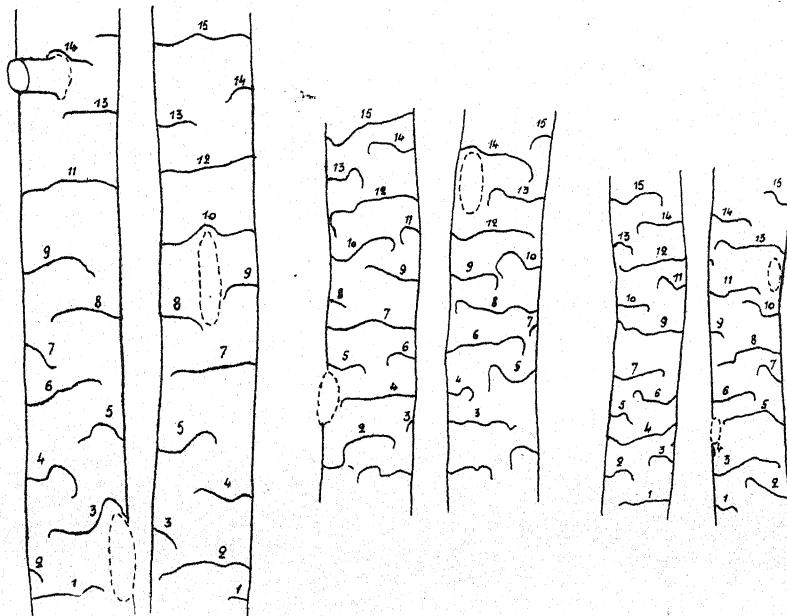


Fig. 20. — Trois portions de tiges adultes appartenant (de gauche à droite) aux formes 3, 2 et 4 de l'*H. triquetrum*. On a représenté les insertions des feuilles (15 pour chaque tige) et, en pointillé, l'emplacement des bourgeons dormants. Pour chaque tige dessinée après dessiccation, on a figuré successivement chacune des deux faces de la lame aplatie qu'elle constitue.

rement de l'humidité, dont la variation fait passer du type à la forme 4.

On comprend que l'espacement plus grand des feuilles diminue la charge en eau dont la plante est capable : car, pour une même masse sèche, elle diminue nécessairement l'importance des volumes capillaires utilisables entre les diverses surfaces. C'est ainsi, par exemple, que les oreillettes de deux feuilles successives seront dans des plans trop écartés pour que de l'eau puisse demeurer fixée entre elles, au contraire de ce qui se passe lorsque les feuilles sont peu distantes les unes des autres.

b. *Forme générale de la feuille.* — Elle n'est pas absolument la même dans toutes les formes de croissance de l'*H. triquetrum*. Sa caractéristique essentielle, au point de vue du maintien de l'eau, est d'être engainante. Or, précisément dans la forme n° 4, la gaine qui accompagne la tige disparaît presque complètement ; les feuilles de l'axe principal s'attachent sur lui comme celles des rameaux latéraux suivant un angle de 60° environ et sans entourer l'axe d'une gaine (fig. 21; 1 et 2).

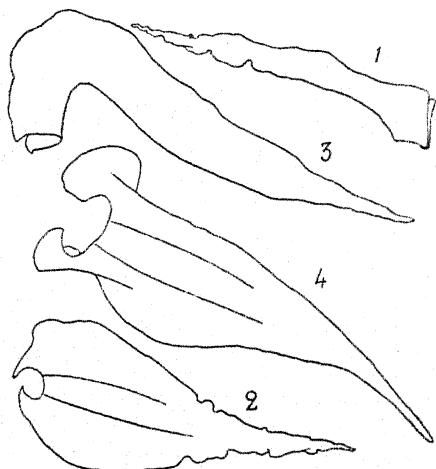


Fig. 21. — Comparaison de deux feuilles appartenant aux formes type et n° 4. — 1 et 2, feuille caulinaire de la forme n° 4 vue de profil et de face; 3 et 4, mêmes vues pour la forme type. — On remarque les différences en ce qui concerne la gaine foliaire, les oreillettes, la crispation de la feuille.

c. *Particularités anatomiques des feuilles.* — Les feuilles d'*H. triquetrum* présentent toutes vers leur pointe, quelles que soient leurs stations, un assez grand nombre de mamillles correspondant à l'extrémité des cellules mise en saillie par rapport aux cellules voisines. J'ai comparé sur ce point des feuilles adultes, provenant de formes n°s 2, 3 et 4, à mettre en parallèle

avec la forme type. J'ai déterminé le nombre des mamillles portées par une feuille dans une même surface à partir de la pointe de la feuille. Les résultats sont assez discordants. Il est difficile de fixer le point où s'arrêter dans le choix des cellules que l'on comptera : en faisant jouer la mise au point du microscope, certaines cellules apparaissent comme saillant un peu à leur pointe au-dessus des cellules voisines, sans former pour cela une véritable mamille :

Forme type (Meudon), 17, 15, 25, 19, 17, 24	Moyenne : 19,5
Forme n° 2 (Fontainebleau), 15, 19, 24, 16, 16, 17	— 18
Forme n° 3 (Fontainebleau), 20, 19, 22, 26, 18, 22	— 23
Forme n° 4 (Royan), 13, 16, 19, 15, 21, 18	— 17

Il semble bien qu'il y ait une légère différence. Mais, d'une part, elle est peu forte; d'autre part, il est difficile de définir à ce sujet un test objectif réduisant assez la part d'appréciation personnelle.

Les résultats indiqueraient que ces mamilles sont d'autant plus nombreuses, pour une même surface foliaire, que la lumière est moins abondante (comparaison des formes type, n° 2 et n° 3). La sécheresse avec lumière moyenne (forme 4) produirait une diminution plus considérable encore de leur nombre. Il est difficile d'évaluer leurs dimensions: Elles semblent plus développées dans la forme 3 (ombre humide) que dans toutes les autres. Ces résultats s'accordent à peu près avec les renseignements fournis par MAHEU (J.) dans la *Flore souterraine de France*, où il signale que, «dans les échantillons des avens profonds, l'extrémité des cellules se relève, formant des papilles saillantes (*Hylocomium triquetrum* Br. eur.)».

Ainsi, si l'on veut rapprocher de ces renseignements morphologiques les résultats numériques précédemment obtenus à propos de l'eau retenue par les diverses formes de croissance des Mousses, on verra qu'il y a à peu près correspondance entre les deux séries.

La forme 2, aux feuilles plus serrées, à la croissance plus compacte, retient une quantité d'eau un peu plus grande, bien que chaque feuille prise isolément soit un peu moins engainante. La forme 3, dont les feuilles sont un peu plus engainantes, mais beaucoup plus espacées, a un pouvoir de rétention moindre. La forme 4, dont les feuilles ne forment plus de gaines, donne des valeurs moindres encore, malgré l'extrême rapprochement des feuilles successives.

Mais, si l'on envisage ces faits d'après le point de vue finaliste, ou simplement adaptatif, on voit que la forme de croissance correspondant à la vie dans une station donnée n'en modifie pas toujours la forme et la structure de la plante, de manière à lui permettre de mieux parer aux dangers que constituent les conditions extérieures. Il serait utile, — s'il est permis de supposer ce qui serait utile, — à la forme 4 qui croît dans des conditions de sécheresse assez prononcées, de pouvoir retenir

le plus possible d'eau et précisément, de toutes les formes diverses de l'*H. triquetrum*, c'est celle qui à poids sec égal en retient le moins.

Mais, d'autre part, cet exemple montre qu'un même caractère peut être interprété, du point de vue finaliste, de façons très diverses. Les mamilles nous eussent *a priori* semblé utiles pour retenir, à la surface de la feuille, une plus grande quantité d'eau, puisqu'en fait il en demeure autour d'elles. Mais elles peuvent avoir principalement un tout autre rôle. Les uns pourront penser que la présence de la particularité qu'elles constituent a pour « but », comme on le dit pour les papilles véritables, de protéger contre un éclairement trop intense en réalisant une dispersion de la lumière reçue. Mais alors comment expliquer que leur nombre semble aller en diminuant quand on passe des formes d'ombre aux formes de grande lumière. D'autres, au souvenir des cellules convexes ou presque sphériques du *Pterygophyllum lucens* ou de *Schistotega osmundacea*, y verront une adaptation analogue : la masse incolore qui remplit la pointe saillante de la cellule ne pourrait-elle jouer là un rôle analogue à celui d'une lentille, condensant sur les chloroplastes sous-jacents les radiations lumineuses recueillies ? Et, dans cette hypothèse, la variation du nombre des mamilles en fonction de l'intensité lumineuse de la station, pourra sembler une preuve péremptoire. On voit, par cet exemple, quel est le danger de telles interprétations et comme il est malaisé, dans tout ce qui concerne l'adaptation, de démêler le rapport qui peut exister entre un caractère morphologique, et l'avantage que, physiologiquement, il nous semble qu'il assurerait à l'être qui le présente.

d. *La membrane*. — Puisqu'enfin la membrane semble par sa masse jouer un rôle important dans la biologie de l'*H. triquetrum*, voici les surfaces relatives occupées par les membranes dans une coupe optique de la feuille, pour les diverses formes écologiques :

Forme type.....	52	et 53,4	de membranes p. 100.
Forme n° 2.....	48	et 50,5	— — —
Forme n° 3.....	53,4	et 53,6	— — —
Forme n° 4.....	56	et 58	— — —

Au total, la variation n'est pas grande. Seules les deux valeurs dernières semblent indiquer une différence interprétable; proportionnellement la masse des membranes est plus grande dans la forme la plus adaptée à la vie xérophytique. La dimension des cellules, que je n'ai pas voulu envisager dans cette étude, est d'ailleurs plus faible.

B. Eau retenue avant action de la pesanteur : charge aqueuse maxima. — Nous verrons, en étudiant les teneurs en eau réalisées par l'*H. triquetrum* dans la nature, que l'on y rencontre parfois des teneurs en eau supérieures à celles qui correspondent à ma précédente détermination, quantité d'eau retenue dans la Mousse par capillarité après égouttage. J'ai cherché quelle autre détermination serait capable de donner une caractéristique utile. J'ai été amené, de la sorte, à déterminer le poids maximum d'eau que puisse retenir la Mousse par le jeu des forces capillaires, avant que l'action de la pesanteur ait pu s'exercer.

Si l'on retire de l'eau avec une pince un brin d'*H. triquetrum*, on voit qu'il est entouré d'une gaine liquide, d'où sortent seulement les pointes des feuilles. Si on le maintient un moment suspendu, on voit peu à peu se rassembler à la base du brin une masse d'eau qui finit par tomber en une grosse goutte. Ainsi, l'effet de la pesanteur se composant avec les autres forces qui maintenaient l'eau dans le brin, forces capillaires et forces d'adhésion, ne s'est manifesté qu'avec lenteur: il fallait que la pesanteur eût réuni, en déplaçant lentement les molécules, une masse d'eau suffisante pour vaincre, au bas du brin de Mousse, la tension superficielle de l'eau.

1. Si, dans plusieurs expériences successives, on enlève de l'eau, brin à brin, avec une pince fine, en prenant soin qu'il

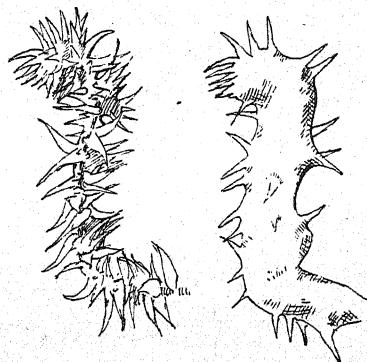


Fig. 22. — Un brin de la forme no 4 avant immersion et au sortir de l'eau.

ne soit pas entraîné d'eau par la pince, une même masse de Mousse, on trouvera que le poids d'eau enlevé avec la Mousse est sensiblement constant. Dans une série d'expériences par exemple, faites sur un même lot, il varie entre 2 123 et 1 980 d'eau p. 100 secs, établissant une erreur inférieure à 10 p. 100.

Divers lots constitués avec la même forme de croissance donnent également des nombres voisins :

1 965, 2 025, 2 030, 2 165.

Enfin la touffe étant maintenue dans sa forme par de petits fils métalliques, et retirée de l'eau telle quelle, on obtient encore, dans des déterminations successives, des valeurs très voisines :

2 575, 2 585, 2 605, 2 635.

La régularité présentée par ces valeurs montre qu'elles constituent une caractéristique physique exprimant, en un certain sens, la forme de la Mousse et la nature du groupement de ses divers brins en une touffe.

2. COMPARAISON DES DIVERSES FORMES DE CROISSANCE. — J'ai donc comparé suivant cette méthode les diverses formes de croissance de l'*H. triquetrum* :

Saumur. Forme type	2 123-1 980
Forme n° 1	2 325-2 160
Forme n° 3	1 805-1 715
Forme n° 2	2 310-2 120
Royan. Forme type	2 165-1 965
Forme n° 4	2 200-2 080

On voit qu'il n'y a pas sous ce rapport de différences bien sensibles entre les diverses formes de croissance. Seule la forme n° 3 retient une quantité d'eau nettement inférieure aux autres.

La détermination sur les Mousses à l'état de touffes n'a été faite, outre la forme type, que pour la forme n° 2, pour laquelle elle atteint environ 3 000 p. 100 secs (2 950, 2 910, 3 080).

3. COMPARAISON DES DIVERSES ESPÈCES DE MOUSSES. — a. *En brins isolés*. — Les résultats figurent, pour des Mousses

recueillies à Royan sur le même terrain, dans le tableau suivant :

<i>Hypnum triquetrum</i>	1 980 et 2 123
<i>Hypnum purum</i>	2 545 et 2 667
<i>Dicranum scoparium</i>	1 868 et 1 870
<i>Polytrichum formosum</i>	710 et 731

On voit que, pour ces caractères également, le *Polytrichum formosum* reste fort en dessous des autres espèces, pour lesquelles l'ordre établi dans la détermination précédente se retrouve ici.

b. *En touffes*. — Chaque lot est soumis à quatre déterminations :

<i>Hypnum triquetrum</i>	2 575, 2 585, 2 605, 2 635
<i>Hypnum purum</i>	2 710, 2 745, 2 755, 2 880
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2 005, 2 105, 2 140, 2 160
<i>Dicranum scoparium</i>	2 160, 2 200, 2 210, 2 265

Les différences entre les diverses espèces sont beaucoup moindres que par égouttage. Des quatre espèces comparées, l'*H. purum* demeure toujours la plus efficace au maintien de l'eau. L'*H. cupressiforme* se trouve ici inférieur à l'*H. triquetrum* et au *Dicranum* lui-même. La difficulté de conserver à la touffe ses caractères lorsque, la détachant du sol, on constitue le lot à essayer, rend d'ailleurs ces valeurs un peu critiquables.

CONCLUSION. — I. *Les divers modes de liaison entre l'eau et la Mousse*. — Ainsi, l'étude faite au laboratoire nous permet de définir pour l'*H. triquetrum* diverses manières suivant lesquelles l'eau pourra se trouver en relation avec elle dans la nature.

L'eau peut être :

a. *Intérieure à la Mousse*. — Celle qu'on nie lui retire pas par centrifugation, environ 200 d'eau p. 100 secs.

On peut y distinguer :

α. De l'eau liée avec une force très grande, analogue à l'affinité chimique (3 à 5 p. 100 secs environ) ; cette eau est pratiquement sans tension de vapeur ;

β. De l'eau dont la liaison est moindre, car elle imbibé la masse de la Mousse, protoplasme et membranes (de 5 à 50 d'eau p. 100 secs environ). La tension de vapeur va croissant presque proportionnellement à la teneur en eau;

γ. De l'eau dont la liaison à la Mousse est faible, soit qu'elle finisse de satisfaire aux forces d'imbibition, soit qu'elle pénètre dans la Mousse par osmose (de 50 à 200 p. 100 secs, environ). La tension de vapeur de la Mousse est alors très voisine de celle de l'eau ;

δ. On ne peut séparer mécaniquement de cette eau intérieure à la Mousse celle qui adhère à ses surfaces, en couche mince et contre laquelle la centrifugation est sans effet.

b. *Eau extérieure à la Mousse.* — Celle qu'on lui retire par l'action de la pesanteur ou de la centrifugation, comprenant :

α. Une part qui demeure maintenue par capillarité sur la Mousse qu'on égoutte et cède à l'action de la centrifugation (de 200 à 800 p. 100 secs) ;

β. Une part qui peut demeurer un temps par capillarité dans la Mousse, mais qui, cédant à la pesanteur, disparaît par égouttage (de 800 à 2 500 p. 100 secs).

II. Il est évident que nous pourrons rencontrer dans la nature tous les états d'hydratation jusqu'à ceux qui correspondent à 2 500 d'eau p. 100 secs, suivant les conditions météorologiques précédentes et présentes. Pour ne point préjuger de la nature de la liaison réalisée entre la Mousse et l'eau et distinguer entre l'eau intérieure de la Mousse, définissant sa teneur en eau et l'eau qui lui est extérieure (surcharge aqueuse que la Mousse, plante aérienne, retient au contact de ses tissus du fait de sa forme), j'appelle *charge aqueuse* le poids global d'eau contenu dans l'échantillon rapporté à 100 parties sèches.

III. Tout cet ensemble de recherches faites au laboratoire laisse donc prévoir quels seront, dans la nature, les échanges d'eau des Mousses avec l'atmosphère. Celles-ci sont-elles, par les précipitations récentes, amenées à être saturées d'eau ? Malgré la pesanteur, elles en retiendront à l'extérieur de leurs surfaces une certaine quantité, par capillarité. Mais,

d'une manière continue, elles perdront une partie de cette eau. Le déficit de saturation est-il faible ou même nul, ces pertes se feront très lentement, à moins que ne s'exercent les actions du soleil et du vent, et les conditions hygrométriques auront changé, à coup sûr, avant que l'équilibre ne soit atteint. Le déficit de saturation est-il supérieur à 0,05 ? La dessiccation sera à la fois d'autant plus importante et plus rapide que l'humidité relative est plus faible. Pourtant, dès que la tension de vapeur relative s'abaisse au-dessous de 0,90, ces états d'équilibre, s'ils doivent être réalisés dans la nature comme dans les expériences de laboratoire, diffèrent peu les uns des autres. Mais nous avons vu que ce sont les vitesses de dessiccation qui sont variables; certaines espèces présentent des adaptations mécaniques (reploiement des feuilles, fanaison) ralentissant la perte d'eau, tandis que d'autres, dont l'*H. triquetrum*, n'agissent sur cette perte en eau que par les dispositions anatomiques générales dont la combinaison variable caractérise les diverses formes de croissance. Quelles que soient ces formes de croissance, l'*H. triquetrum* devra, dans les cas extrêmes réalisables en France, d'après la variation des conditions hygrométriques, s'abaisser, s'il atteint les teneurs en eau réalisant l'équilibre avec l'atmosphère, aux teneurs en eau de 15 à 25 p. 100 secs, correspondant aux tensions de vapeur relative de 0,3 à 0,6, qui sont à peu près les minima susceptibles d'être efficaces.

Mais, d'autre part, si les Mousses réalisent une teneur en eau très faible, le mouvement de l'eau pourra être inverse de l'atmosphère vers la Mousse, et les Mousses devront pouvoir, pour une faible part, se ravitailler en eau à partir de la vapeur d'eau de l'atmosphère.

DEUXIÈME SECTION

LES TENEURS EN EAU DE L'*H. TRIQUETRUM*
DANS LA NATURE

En comparaison des développements qu'ont demandés les études poursuivies au laboratoire, les recherches faites dans la nature ne sont susceptibles de fournir qu'un petit nombre de faits nouveaux. Nous suivrons sans peine, après l'analyse précédente des mouvements d'eau qui se réalisent expérimentalement, les mouvements produits dans la nature sous l'action des facteurs climatériques, qui, réglant les conditions d'hydratation des Mousses, déterminent la forme même de leur activité biologique. J'étudierai les limites entre lesquelles peut se réaliser la variation de teneur en eau, puis ces variations elles-mêmes, leurs causes et leur modalité diverse pour des espèces biologiquement voisines. Je construirai le schéma des variations supportées par la Mousse au cours de l'année ou suivant les emplacements qu'elle occupe. Enfin, tandis que toute l'étude de laboratoire a porté sur les relations entre la Mousse et le milieu atmosphérique où elle vit, nous verrons quels sont dans la nature ses liens avec le milieu sol, et s'il a sur la destinée de la Mousse, par l'eau qu'il lui peut fournir, une influence importante.

I. — LES LIMITES DE LA VARIATION DE CHARGE AQUEUSE
OU DE TENEUR EN EAU DANS LES STATIONS NATURELLES.

A. Pour l'*H. triquetrum*, le minimum de teneur en eau que j'ai constaté est 13,4 p. 100 secs, valeur obtenue au soleil par journée très sèche à 16 heures en août 1923, pour une station (forme de croissance n° 4) située près de Royan sur une dune de sables.

B. Le maximum de charge aqueuse est de 1 254 d'eau p. 100 secs, valeur obtenue pendant la pluie, en août 1925, pour une station (forme de croissance n° 2) située à Lus-la-Croix-Haute (Drôme), dans des prés en bordure d'une forêt de Sapins.

Pour une station de Royan, que j'ai systématiquement étudiée pendant deux mois (août et septembre), la charge aqueuse maxima obtenue a été de 1 109 d'eau p. 100 secs; la teneur en eau minima, 19,7 p. 100 secs.

On voit encore la valeur minima correspondre à une tension de vapeur très faible de l'atmosphère avec laquelle on peut supposer que la Mousse était en équilibre (tension relative < 0,4). Ainsi est rendue probable l'intervention de l'action solaire, même en un lieu non isolé.

Les valeurs maxima, d'autre part, sont supérieures à la charge aqueuse déterminée après égouttage, quoique très éloignées des valeurs exprimant le poids maximum d'eau retenu dans la Mousse par le jeu des forces capillaires, avant que l'action de la pesanteur ait pu s'exercer.

II. — LES VARIATIONS DE TENEUR EN EAU.

Tandis qu'au laboratoire c'étaient nécessairement les équilibres caractérisant les teneurs en eau après l'action d'un facteur connu qui présentaient le plus d'importance, dans la nature, c'est surtout la vitesse avec laquelle les variations se produisent qui va devoir nous intéresser.

A. La perte de l'eau. — 1. APRÈS LA PLUIE. — a. *Étude d'un cas particulier.* — Voici un exemple portant sur une station d'*H. triquetrum* (forme n° 4), étudiée à Royan, le 9 septembre 1923.

a. *Conditions météorologiques.* — Dans la nuit précédente, pendant laquelle la température est élevée (minimum : 18°) se produisent de fortes pluies. Au matin, le ciel est couvert de petits nuages ; de courtes ondées occupent toute la matinée, terminée par une précipitation abondante, de 10 h. 45 à 12 h. 15. La pluie s'arrête alors, le temps devient progressi-

vement meilleur. A 13 h. 45, le ciel commence à se découvrir sur l'horizon ; en même temps, un vent moyen se lève ; à partir de 14 heures, le soleil luit et le ciel demeure bleu jusqu'au soir.

Les caractéristiques, en ce qui concerne la température et le point de rosée au cours de la journée, sont les suivantes :

Temps. (h. min.)	Température.	Point de rosée.
11,45	22°	(Pluie)
13,45	21°,2	18°
16,30	20°,7	16°,5
18,45	18°,6	15°,5

La température s'abaisse progressivement après la pluie ; de même s'abaisse le point de rosée. Le déficit de saturation entre 12 h. 45 et 18 h. 45 demeure sensiblement constant.

β. Technique d'échantillonnage. — Les Mousses qui constituent chacun des lots prélevés pour détermination de l'imbibition sont recueillies sur un même emplacement. C'est l'ensemble des brins d'une surface déterminée d'avance. Le point où le prélèvement est fait est directement exposé à la pluie. *L.H. triquetrum* est prélevé brin à brin, étant tenu à la pince, tandis qu'il est coupé au ras du sol, en général dans la partie de la tige dépourvue de feuilles ; l'eau qu'il maintient par capillarité ne peut donc pas s'écouler pendant le prélèvement.

γ. Résultats. — Les teneurs en eau figurent dans le tableau XLI :

Heure (h. m.)	Temps		Eau p. 100 sec.
	Après la fin de la pluie. (h. m.)	Temps	
11,45			1 109
13,45	1,30		272
18,45	6,30		197

On voit que la courbe traduisant la perte en eau (fig. 23) présente de grandes analogies avec celles qui ont été établies au laboratoire : la chute est d'abord très rapide, puis se ralentit ; l'allure de la courbe est celle d'une branche d'hyperbole équilatère.

Si l'on compare en grandeur absolue aux valeurs obtenues

au laboratoire, où la dessiccation se passait dans une atmosphère dont les déficits de saturation étaient plus grands, mais se poursuivait à l'obscurité dans une atmosphère en repos, on voit qu'il y a plusieurs différences.

D'abord la charge en eau de l'*H. triquetrum* est plus forte que celle qui correspond à l'égouttage utilisé précédemment.

D'autre part, la chute des teneurs en eau est plus rapide qu'au laboratoire, puisque, au bout de six heures trente est réalisée une teneur en eau qui demande, au laboratoire, dans des conditions de tension de vapeur plus dures encore, trente heures pour être atteinte.

On ne peut donc, en ce qui concerne les vitesses de dessiccation, passer directement de l'une à l'autre des deux séries de recherches. Il est donc utile, d'abord, de recueillir dans la nature un certain nombre de résultats expérimentaux concernant la même espèce, ce qui permet de rechercher les facteurs agissant sur la vitesse de la perte d'eau ; ensuite de comparer entre elles, comme au laboratoire, diverses Mousses, au point de vue de cette vitesse.

b. *Autres résultats expérimentaux.* — J'ai réuni, dans le tableau, les indications relatives à un certain nombre de déterminations faites pendant les mois d'août et septembre à Royan. Je fais figurer, outre le nombre d'heures après la pluie, la température et le point de rosée de l'atmosphère, le déficit de saturation qu'il représente, exprimé en millimètres de mercure. Enfin à la charge en eau de l'*H. triquetrum*, je joins celle, déterminée en même temps, du *Dicranum scoparium* (Tableau XLII) :

Date.	Heure après la pluie. (h. m.)	Tempé- rature.	P. R.	Déficit de satu- ration (mm. Hg.)	Charge en eau.	
					<i>H. triquetrum.</i>	<i>Dicranum.</i>
7 août	7	20°	11°	7,7	31,8	153,5
12 —	0,40				406	107,6
16 —	1	16°,3	15°,6	0,6	265	282
17 —	0	18°,5	17°,8	0,6	600	361
	7	20°	16°,5	3,4	330	305
19 —	9	17°,5	10°,8	5,3	32,8	74,7
27 —	9,45	16°,7	9°,5	5,2	38	51
9 septembre.	22°,				1 109	438
	1,30	21°,2	18°	3,5	272	397
	6,30	18°,6	15°,5	2,8	197	276

On voit qu'il n'y a absolument aucun rapport simple entre le nombre d'heures depuis lequel la pluie est terminée et la teneur en eau de la Mousse.

c. *Facteurs agissant sur la teneur en eau.* — Et d'abord, l'abondance de la pluie présente nécessairement une certaine importance : il faut une pluie d'assez longue durée pour amener les Mousses à leur charge aqueuse maxima, comme nous le verrons plus loin, et il est bien certain qu'au moment où la pluie prend fin les Mousses ne sont réellement saturées que si les précipitations ont été durables et denses.

Le déficit de saturation de l'atmosphère pendant les heures qui suivent la pluie est très important : si la charge en eau a été maxima, on doit pouvoir retrouver des valeurs analogues pour un même temps après la fin de la pluie, à déficit de saturation égal. De la sorte, on voit que, pour un déficit de saturation de 3°,1 à 3°,5, c'est-à-dire de 2^{mm},8 à 3^{mm},5 de mercure, la teneur en eau pour l'*H. triquetrum* est :

Après 1 h. 30 :	272
— 6 h. 30 :	497
— 7 h. :	330

Au contraire, pour un déficit de 6°,7 à 9°, c'est-à-dire de 5^{mm},2 à 7^{mm},7 de mercure, les teneurs en eau sont :

Après 7 h. :	31,8
— 9 h. :	32,8
— 9 h. 45 :	38

Les deux groupes de valeurs données indiquent une vitesse de dessiccation absolument différente : dans un cas, après six à sept heures, on est encore aux teneurs en eau des Mousses saturées, mais seulement à peine mouillées extérieurement. Dans l'autre cas, les Mousses ont été ramenées à une teneur en eau pour laquelle l'intensité respiratoire et les manifestations de la vie sont à peu près nulles.

d. *Comparaison de diverses espèces.* — Les résultats les plus frappants que puisse fournir au biologiste l'étude des teneurs en eau réalisées dans la nature, c'est la comparaison des diverses espèces en un même temps et dans un même

lieu. C'est ainsi seulement qu'on peut obtenir que se réalisent des « expériences ». Si les emplacements qui réunissent les espèces sur lesquelles on opère sont convenablement choisis, ce sont les mêmes causes de variation qui affectent les diverses espèces, et, sans pouvoir analyser parfaitement ces causes et déterminer leur ordre d'importance, on voit si leur action sur les formes comparées présente des différences importantes, susceptibles d'expliquer en partie la biologie des organismes considérés.

J'ai comparé à l'*H. triquetrum*, du point de vue de leur perte en eau dans la nature, le *Dicranum scoparium* et l'*H. purum*. Pour le *Dicranum scoparium*, j'ai réuni presque autant de déterminations que pour l'*H. triquetrum*. Les valeurs extrêmes rencontrées sont 19,8 et 438 p. 100 secs. La première valeur est un peu plus forte que le minimum pour l'*H. triquetrum* et ne correspond point au même temps ; la seconde valeur est inférieure même à celle qu'on obtient expérimentalement par égouttage. Ceci pourrait provenir de la difficulté qu'il y a à ne pas perdre une petite quantité d'eau, pendant qu'on détache les brins de *Dicranum scoparium*, de la touffe qu'il constitue ; et pourtant, même pendant la pluie, les ciseaux sont à peine mouillés par cette opération, à condition, bien entendu, qu'on opère sur de petites masses portées à la pince dans le flacon à poids secs. Je crois plutôt que l'égouttage réalisé expérimentalement se trouve moins parfait que celui qui se produit dans la nature ; là, le feutrage de poils qui entoure la tige assure à l'eau une conduction rapide vers le sol avec lequel, à sa partie inférieure, il prend contact : jusqu'à une certaine charge aqueuse, il favoriserait la conservation de l'eau ; au delà, il en hâterait la perte.

Dans l'expérience dont les conditions météorologiques et les résultats pour l'*H. triquetrum* ont été donnés plus haut, j'ai déterminé en même temps les teneurs en eau pour le *Dicranum scoparium* et l'*H. purum* (Tableau XLIII) :

Temps.		Imbibition.		
Heure.	Temps après la fin de la pluie.	<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. purum.</i>	<i>Dicranum.</i>
11 h. 45.....	Pendant.	4 409	1 179	438
13 h. 45.....	4,30	272	782	397
18 h. 45.....	6,30	197	448	276

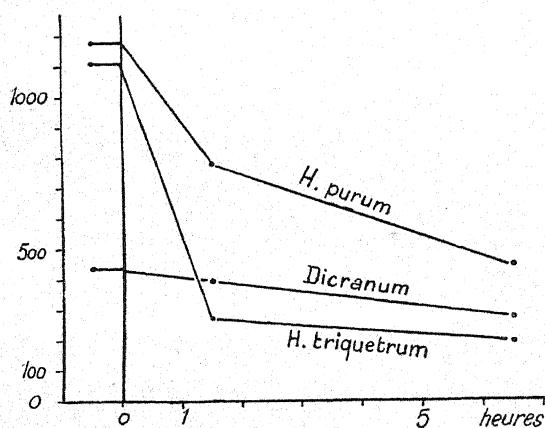
Si l'on compare les résultats obtenus pour chacune des espèces à ceux qu'on a eus au laboratoire, on voit là encore une perte en eau beaucoup plus rapide dans la nature, même

à déficit de saturation beaucoup moindre. L'agitation de l'air, la lumière l'expliquent sans doute. L'emplacement où les Mousses ont été cueillies est dans une petite clairière, entre des Chênes-verts, en un point directement exposé à la pluie et, par suite, à la lumière et au vent.

Fig. 23. — Variation de teneur en eau, pour trois espèces de Mousses situées sur le même emplacement.

Si l'on compare entre elles les trois séries de résultats, on trouve que la courbe représentant les teneurs en eau de l'*H. triquetrum* est bientôt coupée par celle du *Dicranum scoparium*. Pour l'*H. purum*, sa courbe s'abaisse plus lentement et demeure sans cesse au-dessus des deux précédentes. On vérifie donc complètement dans la nature les résultats comparatifs obtenus au laboratoire. L'*H. triquetrum* est, des espèces étudiées à ce sujet, celle qui perd le plus rapidement l'eau, qu'elle a pu retenir en grande quantité pourtant.

L'exemple précédent nous a montré que l'*H. triquetrum* perd plus rapidement que le *Dicranum scoparium* l'eau dont



il s'est chargé. Nous en trouverons un autre exemple dans le fait suivant : le 17 août prend fin, vers 11 h. 45, une pluie assez forte, mais courte ; la température est 18°,5, le point de rosée 17°,8. Pendant l'après-midi, le temps est par moments découvert, le plus souvent beau mais nuageux. Le déficit de tension de vapeur augmente peu à peu : à 15 heures, la température est de 20°,2, le point de rosée de 17° ; à 18 h. 15 la température est de 20°, le point de rosée 16°,5 ; il y a peu de vent. Or, à 11 h. 15, les teneurs en eau sont pour l'*H. triquetrum* 600, pour le *Dicranum scoparium* 361 ; à 18 h. 15, ces valeurs sont devenues respectivement 330 et 305 ; on voit que la perte a été beaucoup moins rapide pour le *Dicranum* que pour l'*Hypnum*. D'ailleurs, le lendemain matin, après une nuit où sont tombées seulement quelques gouttes d'eau éparses, à 9 h. 30, par une température de 18°,7 et un point de rosée de 13°, les teneurs en eau sont 58 et 198. Le soir à 18 h. 30, la température est 18°,4, le point de rosée 12°,5 ; les teneurs en eau sont 30,8 et 159. Enfin, le lendemain soir après une journée de grand vent et de soleil, à 18 h. 30, la température est 17°,5 et le point de rosée 10°,8, les teneurs en eau étant de 32,8 et 74,7.

Cette série de déterminations montre que, dès le matin du second jour, soit vingt-deux heures après la fin de la pluie, l'*H. triquetrum* s'est trouvé ramené à une teneur en eau infime. Trois jours après, au contraire, le *Dicranum scoparium* présente encore une teneur en eau permettant la manifestation des activités physiologiques.

2. VITESSE DE DESSICCATION APRÈS DÉPÔT DE ROSÉE. — La même différence se marque dans la variation de teneur en eau qui suit le dépôt de rosée : l'*H. triquetrum* perd alors son eau plus rapidement que l'*H. purum* et le *Dicranum scoparium*. Voici les résultats des déterminations faites le 19 septembre 1923, à Royan (Tableau XLIV) :

Heure.	Température.	P. R.	<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. purum.</i>	<i>Dicranum.</i>
7 h.	14°	—	—	—	—
8 h.	14°,3	12°,8	96,9	117,4	68,3
9 h.	16°,2	14°	85,2	99,1	66,6
11 h. 45	23°,6	15°,	46,5	75,1	53,6
18 h. 40	21°,1	18°,3	31,7	35,1	31,9

On voit que la diminution de teneur en eau est plus sensible pour l'*H. triquetrum*, dont la courbe se trouve coupée par celle du *Dicranum scoparium* et dont la différence avec l'*H. purum* va s'accentuant au début de la dessiccation.

B. L'augmentation de la charge aqueuse. — La charge aqueuse peut être augmentée suivant trois modes différents par la pluie, la rosée, l'augmentation de l'humidité relative de l'atmosphère.

1. **LA PLUIE.** — *a.* La pluie augmente la charge aqueuse de la Mousse; cette charge se trouve bientôt limitée par la conformation même de la Mousse. Nous avons vu que, pendant la pluie, la charge aqueuse de l'*H. triquetrum* peut atteindre de 1 100 à 1 200 d'eau p. 100 secs, étant ainsi intermédiaire aux poids d'eau qu'on peut retirer avec la Mousse imbibée et que conserve la Mousse après égouttage.

b. Il faut une pluie assez forte et assez prolongée pour atteindre ainsi la limite de la charge aqueuse ; à Fontainebleau, en septembre 1925, j'ai constaté qu'une pluie moyenne augmentait relativement lentement la charge aqueuse de l'*H. triquetrum* (forme type ; station située dans la vallée de la Solle). Les charges aqueuses sont :

Au début de la pluie : 87 d'eau p. 100 secs.			
Après 15 minutes de pluie : 515	—	—	—
Après 25	—	—	910

c. Comparaison de l' « H. triquetrum » et du « Dicranum scoparium ». — Il existe une différence très nette entre l'aptitude à recueillir l'eau que présentent ces deux espèces : l'*H. triquetrum* se charge bien plus aisément d'eau du fait de la pluie que le *Dicranum scoparium*. Par exemple, le 12 août 1923, à Royan, une pluie relativement courte, durant une vingtaine de minutes, porte les teneurs en eau des Mousses précédemment desséchées (teneur eau non déterminée) aux valeurs suivantes :

<i>Hypnum triquetrum</i>	406
<i>Dicranum scoparium</i>	107,6

Deux autres déterminations vérifient le même fait : le

16 août, à 9 heures, une heure après une toute petite pluie, les teneurs en eau sont sensiblement égales :

<i>Hypnum triquetrum</i>	265
<i>Dicranum scoparium</i>	282

Elles ne peuvent donc, à partir de ce moment, le temps étant beau, qu'accentuer leurs différences, puisque l'*H. triquetrum* se sèche plus rapidement. Et cependant on observe le lendemain matin, à 11 h. 15, après une pluie courte, les teneurs en eau de :

<i>Hypnum triquetrum</i>	600
<i>Dicranum scoparium</i>	361

L'*H. triquetrum* a donc, pendant cette courte pluie, retenu plus d'eau que le *D. scoparium*. Ni l'une ni l'autre de ces valeurs ne réalisent d'ailleurs la charge aqueuse maxima des Mousses. On peut donc considérer que, sur le terrain, les charges aqueuses les plus fortes ne sont vraiment atteintes avec certitude qu'après une bonne pluie de près d'une heure et sont données par les déterminations ci-dessous.

Le 9 septembre, pendant une précipitation continue de 10 h. 45 à 12 h. 15, les teneurs en eau sont, après une heure de pluie :

<i>Hypnum triquetrum</i>	1 109
<i>Hypnum purum</i>	1 179
<i>Dicranum scoparium</i>	438

2. LA ROSÉE. — La rosée joue un rôle capital dans le ravitaillement en eau des Mousses. Il y a longtemps que DUCHARTRE, par exemple, a montré, dans ses recherches expérimentales sur les rapports des plantes avec la rosée et les brouillards, le rôle essentiel de la rosée pour la végétation : il établit parfaitement comment, plus régulière que la pluie dans ses apparitions, elle se trouve avoir une importance de premier ordre. Il croit même pouvoir, sans avoir réalisé comparativement les expériences nécessaires, la dire plus abondante que la pluie sur les montagnes et expliquer par son abondance autant que sa quotidiannité le grand développement des Mousses en montagne.

a. Dans quelles limites est-elle susceptible de faire varier la charge aqueuse des Mousses? La réponse semble dépendre un peu, en effet, des régions que l'on veut considérer ; elle dépend sans doute aussi de la saison où les déterminations sont faites.

A Royan, pendant le mois d'août et de septembre 1924, aucune des rosées après lesquelles j'ai pu déterminer la teneur en eau des Mousses n'a porté la proportion d'eau à plus de 100 p. 100 secs, pour l'*H. triquetrum*, alors que, la veille, la teneur en eau s'était trouvée abaissée entre 20 et 30 d'eau p. 100 secs.

A Lus-la-Croix-Haute (Drôme), en août 1925, j'ai rencontré une fois, à 8 heures du matin, sans qu'il y ait eu pluie pendant la nuit, une teneur en eau de 233 p. 100 secs, après une très forte rosée. L'emplacement où croissaient ces Mousses, sur une lisière de forêt de Sapins, abritée contre le soleil et le vent, orientée vers le nord, favorisait peu l'évaporation. Le soir de ce même jour, après une belle journée, la teneur en eau des *H. triquetrum* y était de 87 d'eau p. 100 secs.

Ainsi, à la saison la plus chaude, la rosée ne doit guère apporter à la Mousse plus de 100 à 150 d'eau p. 100 secs, au maximum. Elle permet à peine, s'il fait sec au cours du jour, et si la teneur en eau tombe assez bas, que soit satisfaite l'affinité de la Mousse pour l'eau. La charge aqueuse demeure toujours faible.

b. Voici, par exemple, le détail d'une observation sur le développement de la rosée et sur son effet sur la teneur en eau des *H. triquetrum*, à Royan, les 18 et 19 septembre.

Conditions météorologiques : les jours précédents sont beaux. La température, basse le matin (10° à 11°), s'élève dans la journée jusque vers 22° à l'ombre. La rosée est assez abondante le matin, faible ou nulle le soir. La nuit du 18 au 19 se passe sans précipitations. Le refroidissement nocturne est moins marqué que les nuits précédentes (minimum : $13^{\circ},8$) ; à 7 heures : 14° .

A 8 heures, dans la clairière où croissent les *H. triquetrum*, une légère rosée recouvre les feuilles de l'*Hedera helix*, qui croît sur le sol, çà et là, et celles du *Quercus Ilex*, qui sont

à peu de distance du sol. Sur les Mousses elles-mêmes, aucune gouttelette de rosée n'est perceptible. En terrain franchement découvert, la rosée est moyenne; sous le couvert, elle est nulle.

A 9 heures, la rosée est un peu plus abondante. En terrain découvert, partout des gouttes de rosée sont accrochées aux herbes. Elle est apparue aussi sous le couvert, où elle se développe faiblement. Les feuilles de Chênes-verts sont humides, mais il ne dégoutte pas d'eau dès arbres comme les jours de forte rosée. Le Lierre est très mouillé. Le soleil commence à parvenir en rayons très obliques, sur le terrain où croissent les Mousses, toujours non mouillées, au milieu d'une végétation couverte d'eau ; mais il va bientôt être caché par les frondaisons des Chênes-verts, et ce ne pourra être qu'incidemment et par petites taches rapidement déplacées qu'il parviendra sur les Mousses en expérience.

Pendant la journée, le temps est beau, le ciel est découvert avec quelques nuages qui s'assemblent en un voile au cours de l'après-midi et disparaissent vers le soir (Tableau XLV) :

Date.	Temps (h. min.)	Température		Point de rosée.
		de l'air.	du sol.	
18 septembre.....	18,30	20°,3	18°,3	16°
19 —	8	14°,3	13°,8	12°,8
	9	16°,2	14°,6	14°
	11,45	23°,6	18°,5	15°
	18,40	21°,1	20°,2	18°,3

La température du sol est celle des couches supérieures, déterminée avec un thermomètre enfoncé de 3 centimètres environ dans le sable de la dune. La température de l'air est déterminée à l'ombre, avec le thermomètre-fronde.

On remarque que ni à 8 heures, ni à 9 heures, la rosée n'apparaît sur les Mousses, tandis que tout est mouillé autour d'elles; elles ont pourtant absorbé une certaine quantité d'eau, comme l'indique le tableau suivant ; mais disparaissant de suite dans le tissu de la Mousse, la rosée ne peut être décelée que par pesée d'échantillons de Mousses (Tableau XLVI) :

Date.	Heure.	Prise n° :	Poids d'eau p. 100 sec.
18 septembre.....	18,30	1	32,8
19 —	8	2	96,9
	9	3	85,2
	11,45	4	46,5
	18,40	5	31,7

On voit donc que la variation de teneur en eau due à une rosée moyenne est relativement faible et que les autres influences météorologiques la contre-balancent très rapidement.

Quand la rosée est plus abondante et surtout quand, au début de la rosée, la teneur en eau de la Mousse est forte encore, l'eau peut s'y déposer en gouttelettes, mais elles n'ont point alors même apparence que sur les autres surfaces qui n'absorbent pas l'eau, et la rosée mouille également toute la surface de la feuille. Pour l'*H. triquetrum*, je n'ai point constaté le fait en août et septembre, à Royan. J'ai trouvé, au contraire, au matin, à Lus-la-Croix-Haute, franchement mouillées en surface, des Mousses qui, la veille au soir, avaient encore une forte teneur en eau, mais n'avaient plus d'eau superficielle. On sait que, pour toutes les Mousses, l'étalement des gouttelettes d'eau à la surface de la Mousse n'est pas immédiat. Chacun à pu voir, par les jours de brouillard et de rosée, les coussinets de *Grimmia pulvinata* tout gemmés de gouttelettes qui n'étaient point absorbées de suite. ROSTOCK a montré que le dépôt de rosée devient visible sur des *Dicranum scoparium*, dont les feuilles ont été graissées : l'eau déposée demeure alors en gouttelettes à la surface et ne pénètre pas dans le tissu de la feuille.

c. *Comparaison entre diverses espèces.* — Au point de vue de leur chargement en eau par la rosée, les diverses espèces présentent, comme pour l'absorption de la pluie, de notables différences. On s'en rendra compte par la comparaison des variations de teneur en eau subies en même temps par les diverses espèces, du fait de la rosée.

Dans l'observation précédemment relatée, j'ai déterminé également la variation de teneur en eau, par échantillonnage aux mêmes heures, pour l'*H. purum*, et le *Dicranum scoparium*. Je complète le tableau XLVII par l'indication des teneurs en eau dans la journée qui a suivi :

Date.	Heure.	Prise n° :	Poids d'eau p. 100 secs.		
			<i>H. triquetrum.</i>	<i>H. purum.</i>	<i>D. scoparium.</i>
18 septembre..	18,30	1	32,8	46,4	37,3
	8	2	96,9	117,5	68,3
	9	3	85,2	99,1	66,6
	11,45	4	46,5	75,4	53,6
	18,40	5	31,7	35,1	31,9

La comparaison entre l'*H. triquetrum* et *D. scoparium* ressortira également des faits résumés dans le tableau XLVIII et montrant la variation des teneurs en eau, du fait de la rosée, durant trois jours :

Date.	Heure.	Température.	Point de rosée.	Teneurs en eau.		Observations.
				<i>H. triquetrum.</i>	<i>D. scoparium.</i>	
4 août	18,30	20°,1 (Min. : 14°,4)	16°,7	24,1	27	Journée chaude et ensoleillée.
5 —	8,30 18,50	18°,1 22°,5 (Min. : 16°,1)	15°,7 16°,5	80,1 20,3	36,3 19,8	Rosée rare, visible seulement sur les feuilles de Lierre.
6 —	6,30 20,30	16°,5 24°	16°,5	68,7 20,5	42,5 19,8	Brouillard et rosée commençants.

On voit que, de même que l'eau de pluie, la rosée est fixée plus rapidement par l'*H. triquetrum* que par le *D. scoparium*. De plus, l'*H. purum* est celle des trois Mousses ici considérées qui absorbe et retient l'eau avec le plus d'intensité.

3. LA VAPEUR D'EAU ATMOSPHÉRIQUE. — Enfin, les Mousses peuvent fixer directement de la vapeur d'eau. C'est là une notion devenue classique, quoique fondée surtout sur des inductions.

a. L'ouvrage classique de KERNER VON MARILAUN comporte quelques indications sur l'absorption d'eau possible sous cette forme par les Mousses et les Lichens. *L'Hypnum molluscum*, recueilli après quelques jours sans pluie, absorbe au laboratoire, en deux jours, en atmosphère saturée, une quantité d'eau égale à 20 p. 100 de son poids; après six jours, 38 p. 100; après dix jours, 44 p. 100. L'auteur en conclut que, dans le cas où des Mousses se trouvent soustraites à l'action directe de la pluie, ou de la rosée, sous des rochers surplombants, par exemple, il y a absorption d'eau à l'état de vapeur. Des Mousses séchées pendant des semaines paraissent mortes; elles manifestent à nouveau leur activité après des pluies ou des rosées, « ou lorsque l'air est assez humide pour que le besoin en eau soit couvert à partir de celle-ci ». De même, pour VON MARILAUN, le rôle des rhizoïdes qui, chez les *Dicranum*, par exemple, entourent la tige d'un feutre épais, sans entrer le plus souvent en contact avec le support, serait principalement d'absorber la vapeur d'eau atmosphérique. Ce sont là de simples inductions, non fondées sur une observation des variations qui se produisent en réalité dans la nature. L'exemple donné à propos des *Dicranum* est seulement une affirmation finaliste, que ne vient pas étayer l'expérimentation convenable qu'il eût fallu faire au laboratoire. Le même finalisme s'exprime également dans le terme « besoin en eau ». La phrase de KERNER VON MARILAUN laisse d'ailleurs entendre que l'humidité de l'atmosphère est susceptible de couvrir ce besoin d'eau ressenti par la Mousse, et, sans avoir déterminé à quelle teneur la Mousse s'abaisse dans la nature, à quelle teneur elle peut s'élever en atmosphère saturée, et quelle teneur en eau satisfait pour la Mousse le « besoin d'eau », il affirme la réalisation dans la nature d'un processus dont la démonstration est très délicate.

b. Pour établir qu'il y a réellement dans la nature absorption de vapeur d'eau par les Mousses, il faut déterminer la

teneur en eau de la Mousse, à un moment donné, puis sans qu'il y ait eu entre temps soit précipitations atmosphériques, soit dépôt de rosée, montrer que la Mousse a une teneur en eau plus forte, lors d'une nouvelle prise.

Il est aisément de savoir s'il y a des précipitations. Il suffit de disposer, au voisinage de la station étudiée, une plaque de verre portant très peu de sable sec ou de talc : la moindre goutte d'eau détermine une nouvelle distribution des particules sur la plaque au point où elle frappe. On enregistre ainsi aisément une précipitation très faible, celle d'un brouillard qui tombe. On peut aussi utiliser un papier au gélatino-bromure d'argent, chargé en sels d'argent, qu'on laisse exposé à la lumière du jour. Partout où une goutte d'eau, si petite soit-elle, le mouille, le noircissement est plus accentué.

Le dépôt de rosée peut également s'enregistrer de même. En fait, il n'y a pas lieu de craindre de dépôt de rosée pendant la journée ; mais c'est aussi pendant le jour que s'accentue d'ordinaire le déficit de saturation, tandis qu'il diminue au contraire pendant la nuit et surtout vers le matin. Et c'est nécessairement lorsque diminue le déficit de saturation que la teneur en eau des Mousses peut s'élever par absorption de vapeur d'eau. C'est donc aux heures habituelles de la rosée que le phénomène a le plus de chance d'être rencontré, et il faudra craindre tout spécialement, si l'on observe une augmentation de poids, qu'elle soit due au dépôt de rosée.

J'ai essayé comparativement de déceler l'apparition de la rosée visuellement, en observant la formation sur une plaque de verre, sur une plaque de métal poli et sur les feuillages luisants, et gravimétriquement en déterminant la variation de poids d'une lame de verre précédemment tarée. En pratique, l'observation d'une plaque nickelée polie, posée sur le sol et celle des feuilles de Lierre où le dépôt de rosée se lit très aisément m'ont donné le même résultat.

Enfin, il est utile d'être renseigné sur la température de l'atmosphère et son point de rosée pour connaître, directement, la variation du déficit de saturation entre les deux déterminations. Il est certain que, pas plus pour l'une que pour l'autre, l'équilibre entre la tension de vapeur de la Mousse et

celle de l'atmosphère n'est réalisé. Même lorsque le déficit de saturation de l'atmosphère diminue, une Mousse peut continuer à absorber de la vapeur d'eau, si sa tension de vapeur est encore inférieure à celle de l'atmosphère. Mais il est important de savoir comment varie le déficit de saturation.

J'ai pu constater de la sorte que la teneur en eau des Tousses augmente en l'absence de toute précipitation, quand le déficit de tension de vapeur diminue dans l'atmosphère.

Le 3 août, à 19 heures, la température est de 20°,1, le point de rosée de 11°, la teneur en eau de l'*H. triquetrum* 19,7. Le minimum de température pendant la nuit est de 14°. Le 4 août, il n'y a pas de dépôt de rosée. A 9 heures du matin, la température de l'air est plus basse : 19°,8, et le point de rosée plus élevé : 13°,5. Le déficit de saturation diminue donc pour deux raisons. La teneur en eau de l'*H. triquetrum* déterminée sur deux échantillons est de 29,5 et 28,7 p. 100, soit en moyenne 29,1.

Ainsi tout porte à croire que c'est bien la variation de tension de vapeur dans l'atmosphère qui, malgré son peu d'importance, a déterminé l'augmentation de teneur en eau de la Mousse. Si nous nous reportons aux courbes des tensions de vapeur établies pour la Mousse au laboratoire, nous verrons que, pour une teneur en eau de 20 p. 100 secs entre 14° et 24°, la tension de vapeur de la Mousse est à peu près moitié de la tension de vapeur de l'eau à la température considérée (déficit 0,5 environ). Or, le 3, à 19 heures, le déficit de saturation de l'atmosphère est 0,44 ; les valeurs se correspondent à peu près ; la Mousse, pendant la journée plus chaude, perdait de l'eau pour réaliser l'équilibre avec un déficit de tension de vapeur supérieur encore ; à 19 heures, ses échanges sont à peu près nuls, ou même elle pourrait commencer à absorber de l'eau dans l'atmosphère. Le 4 à 9 heures du matin, le déficit n'est plus que de 0,31 et, au moment où la température s'est trouvée le plus basse au cours de la nuit, il a dû être bien moindre encore. Aussi est-il normal qu'il y ait eu absorption d'eau par la Mousse.

Mais la variation de teneur en eau n'est pas considérable,

puisque l'elie n'est ici que de 9 p. 100 secs. On remarquera toutefois que la deuxième détermination a lieu à 9 heures ; il a déjà pu y avoir vaporisation d'une faible partie de l'eau ainsi fixée. D'autres déterminations analogues confirment ces faits.

On voit donc que, au point de vue quantitatif, l'eau amenée à la Mousse sous la forme de vapeur n'est qu'une masse bien peu importante. On voit, de plus, si l'on se reporte aux résultats obtenus au laboratoire, que la teneur en eau réalisable en présence d'une atmosphère très chargée en vapeur d'eau est toujours faible et ne peut s'élever au-dessus de 50 d'eau p. 100 secs. L'efficacité de ce mode de ravitaillement ne pourra donc être appréciée que par la considération des types d'activité qu'une telle teneur en eau permet pour les grandes fonctions physiologiques, respiration, assimilation et croissance.

Mais l'intervention de tels processus est-elle au moins fréquente ? Les conditions sont rares où ils peuvent être mis en évidence. Je crois pouvoir dire qu'au cours des deux mois d'août et septembre, à Royan, j'aurais pu, tout au plus cinq ou six fois trouver réunies les conditions permettant l'absorption directe, nettement mesurable, de vapeur d'eau : Mousses desséchées, augmentation de la tension de vapeur relative sans dépôt de rosée, variation de teneur en eau suffisante pour ne pas être confondue avec les erreurs possibles du fait de la mesure ou de l'échantillonnage. Mais il est plus fréquent sans doute qu'un tel mode de ravitaillement joue pour des Mousses que leur biologie expose à des dessiccations plus prononcées, sur les rochers ou les terrains ensoleillés.

Et pour l'*H. triquetrum* lui-même, il y a probablement bien plus souvent de faibles variations de teneur en eau à rapporter à ce processus. Nous savons, en effet, qu'il existe nécessairement des différences de tension de vapeur entre l'atmosphère où la teneur en eau est presque homogène, et les couches inférieures de l'air, toutes proches de la surface du sol ; là, dans le calme créé par la présence de la végétation, se trouve réalisé un gradient des tensions de vapeur analogue à celui que révèle l'exploration par l'hygromètre de l'atmosphère d'une cloche recouvrant des objets mouillés ou un vase rempli d'eau ; et quand le sol arable garde dans la masse hygrophile qui le

constitue une quantité d'eau bien supérieure au sable de la dune, l'atmosphère que la colonie de Mousses retient entre ses brins est saturée, ou presque, de vapeur d'eau. La Mousse, alors incapable de puiser dans le sol où elle n'épanouit pas un système d'absorption une eau dont la conduction lui est pratiquement impossible, peut, quand sa teneur en eau est assez basse, absorber directement dans l'air la vapeur d'eau que le sol y émet.

III. — ESQUISSE DES VARIATIONS DE TENEUR EN EAU RÉALISÉES DANS LA NATURE.

Les indications précédemment recueillies montrent l'identité des échanges d'eau étudiés au laboratoire et révélés par l'observation dans la nature. Elles montrent également entre quelles limites la variation se produit. D'autre part, j'ai relevé un certain nombre de points de la courbe qui pourraient représenter la variation des teneurs en eau de l'*H. triquetrum*, pour une station donnée. Il faut chercher à imaginer ce que serait, pour une période plus étendue, et plus généralement au cours de l'année, cette courbe des teneurs en eau, voir quelles différences en une même station séparent les diverses espèces, et quelles différences en un même temps séparent les formes d'emplacements différents.

A. Variation des teneurs en eau des Mousses d'une même station. — La majorité des données que j'ai réunies se rapporte à la période sèche, c'est-à-dire aux grandes vacances. J'ai, d'autre part, d'une façon plus discontinue, recueilli des renseignements sur les teneurs en eau pendant la période humide, c'est-à-dire surtout l'hiver. Il m'est donc possible d'esquisser les variations de teneur en eau réalisées dans la nature.

1. LA PÉRIODE SÈCHE ET CHAude. — a. *Station de l'H. triquetrum (forme de croissance n° 4, à Royan).* — L'ensemble des déterminations que j'ai faites pendant les mois d'août et septembre, en 1923, à Royan, permet d'avoir une idée des variations de teneur en eau subies par les Mousses

pendant ces deux mois dans les stations étudiées. Si l'on rassemble les déterminations qui ont été faites de manière à les grouper par heure au cours de la journée, on voit que, le matin, les teneurs en eau des Mousses sont nettement plus élevées que le soir. Pour l'*H. triquetrum*, à 6 h. 30: 68,7; à 7 h. 30 : 35,2; à 8 h. 30 : 80,1; à 9 h. 30 : 29 et 58. Vers le soir, au contraire, les valeurs sont plus basses, entre 18 et 19 heures : 24,1 et 30,8 ; à 19 heures : 19,7, 20,3, 31,8 ; à 20 h. 30 : 20,5.

Si l'on compare, dans la même période, les valeurs obtenues au même moment pour le *Dicranum scoparium*, on peut voir ces valeurs franchement plus basses le matin et de même ordre sensiblement le soir.

La faible variation journalière subie par l'*H. triquetrum* et par le *Dicranum scoparium* correspond aux rosées du matin, qui sont peu abondantes, ou, en tout cas, à la diminution du déficit de saturation permettant, pour les Mousses, l'absorption directe d'eau à l'état de vapeur.

Pendant le mois d'août, la teneur en eau des Mousses est très basse la plus grande partie du temps ; elle est inférieure, nous le verrons, à celle pour laquelle la Mousse manifeste une activité vitale appréciable ; seule, la pluie la ramène à un état d'hydratation qui lui permet de reprendre ses fonctions physiologiques, mais la dessiccation est rapide, plus surtout pour l'*H. triquetrum* que pour le *Dicranum scoparium*.

Le mois de septembre de l'année 1923 a, d'une façon générale, apporté un peu plus de pluie que le mois d'août. C'est surtout pour étudier la vitesse de dessiccation après la pluie que j'ai procédé alors à des déterminations de teneur en eau. Malgré cela, j'ai fait quelques déterminations par jour sec. Même alors, je n'ai pas retrouvé des valeurs aussi basses que celles du mois d'août : le matin, sous l'influence des rosées plus abondantes, les teneurs en eau s'élevaient plus qu'en août, jusqu'à dépasser 100 d'eau pour 100 secs. Le soir, je n'ai pas rencontré d'imbibition inférieure à 31,7 d'eau p. 100 secs. A l'augmentation des teneurs en eau dues aux rosées plus abondantes s'ajoute sans doute, pour produire ce résultat, la diminution du temps qui sépare le lever et le coucher du soleil.

En résumé, on voit que, pendant les mois d'août et septembre, c'est seulement d'une façon discontinue et pendant une faible partie du temps que se réalisent, à l'intérieur des Mousses, des teneurs en eau suffisantes pour leur permettre la manifestation de leurs fonctions physiologiques. Il n'est donc pas étonnant que, durant ces mois, la croissance soit excessivement restreinte et que ce soient les mois humides de l'automne et du printemps qui s'accompagnent de la croissance maxima. Il est à remarquer pourtant que, pendant ces mois, se forment et évoluent les sporogones de diverses espèces de Mousses. Ainsi, sur les dunes de sable, sous les Pins, j'ai trouvé, en train de former et de développer leurs sporogones, au mois d'août, des *Hypnum cupressiforme*, pour lesquels, après une période de temps sec, par journée chaude et sans nuage, à 16 heures, j'ai pu constater une teneur en eau de 8,5 p. 100 secs ; vingt jours plus tard, quatre heures et demie après la fin d'une pluie moyenne, les Mousses de cette même station présentent une teneur en eau de 37,1. Entre ces deux observations, le développement des sporogones s'est pourtant poursuivi, car les soies se sont allongées de 3 à 4 millimètres depuis ma visite précédente à cette station, malgré le nombre d'heures où la plante a été presque sèche.

b. *Station de l'« H. triquetrum », forme de croissance n° 2, à Lus-la-Croix-Haute, août 1925.* — J'ai recueilli un nombre moindre de données. Elles montrent que la charge aqueuse des Mousses développées en bordure de la forêt, sur une pente herbeuse orientée vers le nord, où le soleil parvient à partir de 16 heures, varie en août entre 32 et 1 254 d'eau p. 100 secs. La valeur minima a été obtenue à 17 heures après une longue période de beau temps. Une autre détermination faite dans des conditions comparables donne 83,2 p. 100 secs. Le matin, les rosées sont très abondantes pendant presque tout le mois. Les teneurs en eau rencontrées sont 152, 170 et même 223 d'eau p. 100 secs entre 8 et 9 h. 30. Le soir du jour où est obtenue cette dernière détermination, après une journée ensoleillée, la teneur en eau est 87 p. 100 secs. Un matin où la rosée a été nulle ou très faible, la teneur en eau est 52 p. 100 secs.

J'ai choisi cette station de préférence à toute autre, parce que les conditions réalisées au point de vue lumière m'ont paru assez comparables à celles de la station de Royan. Là le soleil parvenait peu, mais la lumière était intense, dans une petite clairière entre des Chênes-verts ; ici, sur la pente orientée au nord, la lumière varie largement et le soleil n'atteint l'emplacement que tard le soir. L'accès du vent est plus aisé sur la pente découverte que dans les vallonnements des dunes couvertes de Chênes et Chênes-verts ; mais l'accès est plus largement ouvert aussi à l'humidité, pluie et rosée.

On voit quelles teneurs en eau sont en tout un peu plus élevées que dans la station de Royan. Presque chaque matin, elles s'élèvent jusqu'entre 100 et 200 d'eau p. 100 secs et s'abaissent dans la journée jusque entre 32 et 80. Les variations journalières sont donc considérables ; on passe d'une valeur proche de la saturation à une valeur qui suspend l'activité biologique de la Mousse. Au total, le nombre d'heures de vie ralentie est beaucoup moins grand que pour la station précédente.

c. *Station de l'« H. triquetrum » forme type à Meudon.* — Les deux formes étudiées jusqu'ici sont des formes de grande lumière. Quelles sont les conditions réalisées pour la forme type ? Quelques données relatives à une station du bois de Meudon, où se développe la forme type (mêlée de *Mnium undulatum*, c'est donc une station plutôt humide) nous montreront si les conclusions précédentes ne correspondent pas à des exceptions.

Le 16 juillet 1923, à 9 heures, après deux jours de pluie, les Mousses très vertes, perlées de gouttes d'eau, ont une charge aqueuse de 842 d'eau p. 100 secs. La sécheresse règne depuis ce moment ; le 21 juillet, à 15 h. 30, les Mousses paraissent sèches : elles ont 55 d'eau p. 100 secs. Le 22 juillet, à 8 h. 30, il y a un peu de rosée sur les feuilles des Ronces, dans le sous-bois ; les Mousses ont 70 d'eau p. 100 secs. Le 23, à 15 h. 30, la sécheresse persistant, tandis que la pression baisse et que tout semble annoncer une pluie prochaine, les *H. triquetrum* présentent 23,3 d'eau p. 100 secs.

Ainsi, les teneurs en eau exceptionnellement basses rencontrées à Royan ne sont pas des anomalies. Elles se réalisent

dans la région parisienne. Du fait de la rosée, l'imbibition des Mousses peut s'élever jusqu'entre 100 et 200 d'eau p. 100 secs. Mais, durant bien des heures, se trouvent nécessairement réalisées, pendant la période chaude et sèche, les teneurs en eau qui suspendent presque totalement les activités de la Mousse.

2. LA PÉRIODE HUMIDE OU FROIDE.—*a.* J'ai beaucoup moins de renseignements sur la variation des teneurs en eau de l'*H. triquetrum* pendant la période humide. Que la pluie soit plus ou moins abondante, l'importance des rosées, la faiblesse du déficit de saturation diminuent singulièrement les causes de variations. La majeure partie du temps, la Mousse est humide, souvent même baignant dans l'eau, qu'elle maintient par capillarité sur ses feuilles et contre sa tige. La dessiccation momentanée est presque une anomalie. Et pourtant, pendant les premiers mois de l'année, règne souvent une période relativement sèche, de janvier à avril.

J'ai quelques données, recueillies un peu au hasard, qui permettent de se faire une idée des minima de teneurs en eau. A Meudon, j'ai relevé une imbibition de 52 p. 100 secs, le 17 janvier 1924, à 15 h. 30. A Saumur, en avril 1924, j'ai rencontré pour une colonie de la forme type une teneur de 55 p. 100 secs, à 11 heures. Ce sont là les deux minima observés. La plupart des autres déterminations correspondent à des teneurs en eau supérieures à 100 d'eau p. 100 secs.

b. J'ai tenté également d'obtenir quelques déterminations de teneur en eau par le gel, pensant retrouver là la Mousse relativement sèche. Le dépôt de rosée est alors remplacé par la formation de givre, qui peut être très abondante et persister longtemps en revêtant complètement les Mousses. C'est ainsi, par exemple, que 35gr,75 de Mousses recueillies le 10 janvier 1924 à Meudon contenaient 32gr,05 d'eau. C'est-à-dire que la charge aqueuse était de 867,5 p. 100 secs. Pour un second échantillon, le même jour, 766 p. 100. Il y a lieu de remarquer que la fusion au laboratoire n'a laissé s'écouler hors des Mousses que moins de 1 centimètre cube d'eau pour l'un et l'autre lot. On voit que, lors du dégel, l'eau retenue par les Mousses sous forme de givre se trouve maintenue par elles

et leur constitue une charge aqueuse fort importante.

3. CONCLUSIONS RELATIVES A L'*H. triquetrum*. — C'est donc surtout pendant l'été que, dans la nature, la reviviscence de la Mousse a l'occasion de s'exercer. C'est alors que la diminution de teneur en eau est poussée le plus loin et que la Mousse demeure le plus longtemps à l'état sec. Dans certains cas, nous l'avons vu, les périodes de dessiccation peuvent l'emporter de beaucoup sur les périodes où la plante est hydratée. C'est alors aussi que la diminution de l'imbibition produit surtout de grandes modifications dans la vie de la plante. Aux températures basses, comme nous le verrons, les activités physiologiques sont déjà notablement ralenties, même quand la Mousse est saturée d'eau, et la dessiccation se trouve avoir sur la variation quantitative des échanges de matières un effet beaucoup moins marqué. Aussi pouvons-nous comprendre pourquoi l'*H. triquetrum* est une forme méso ou mieux sténothermophile, présentant son optimum de développement pour une température relativement basse.

4. GÉNÉRALISATION DE CES RÉSULTATS. — Obtenus pour l'*H. triquetrum*, ces résultats relatifs aux périodes d'activité et de sécheresse qui se partagent le cours de l'an, sont-ils applicables aux autres Mousses, qui croissent dans les mêmes stations que l'*H. triquetrum*? Nous avons vu, pour les déterminations faites à Royan, que, pour le *Dicranum scoparium*, les faits étaient sensiblement les mêmes ; seule la rapidité des échanges d'eau était moindre : par là même, le nombre des heures de sécheresse doit être moindre pour le *Dicranum*, puisqu'il se dessèche beaucoup plus lentement après la pluie. Voilà donc une première espèce, d'adaptation bien plus nettement xérophytique, pour laquelle, toutes choses égales d'ailleurs, le temps de dessiccation se trouve être diminué.

Si l'on compare à l'*H. triquetrum* un autre type de Mousses à tendances plus nettement hygrophytiques que lui, par exemple le *Mnium undulatum*, on constate aussi des faits intéressants : voici quelles sont, dans la station du bois de Meudon, les imbibitions ou charges aqueuses de l'*H. triquetrum* et du *Mnium undulatum*, au même moment.

Date.	Heure.	<i>H. triquetrum.</i>	<i>M. undulatum.</i>
16 juillet	—	9 h.	842
21 —	15 h. 30	55	149
22 —	8 h. 30	70	282
23 —	15 h. 30	23,3	104

La détermination du 21, pour le *Mnium undulatum*, est faite uniquement sur des brins présentant leur position de repliement. Pourtant, dans le sous-bois, c'est là seulement où le soleil a frappé que cet état peut être rencontré ; partout ailleurs les feuilles demeurent encore étalées et turgescentes et présentent donc une teneur en eau plus élevée. Cette observation montre que la fanaison des Mnies ondulées se produit pour une teneur en eau supérieure à 150 d'eau p. 100 secs.

Pour la détermination du 23 juillet, ce sont au contraire les formes recroquevillées et fanées qui constituent le cas de beaucoup le plus fréquent. C'est parmi elles qu'est prélevé l'échantillon qui indique 104 d'eau p. 100 secs. La présence çà et là sous le couvert de plantes non fanées montre que la teneur en eau est encore voisine de 150 d'eau p. 100 secs. On voit donc quelle différence se trouve réalisée entre deux formes croissant côté à côté dans cette station. L'étude comparative des activités physiologiques de ces deux formes viendra compléter le parallèle.

Mais, au moins, y a-t-il, dans une même station, proportionnalité des variations pour deux espèces différentes ?

L'identité des courbes obtenues au laboratoire et dans la nature en ce qui concerne la vitesse relative de perte de l'eau pour l'*H. triquetrum* et le *Dicranum scoparium* donne à penser que, si pour ces deux espèces l'exposition est la même, il devrait y avoir une proportionnalité constante entre leurs teneurs en eau. Ou plutôt, puisque pour les deux espèces les courbes sont différentes et se coupent, des teneurs en eau correspondantes devraient se trouver réalisées pour l'une et pour l'autre.

En fait, il n'est pas ainsi, car dans nos expériences au laboratoire, les Mousses se desséchaient toutes à partir de leur état d'imbibition maxima ou s'imbibaient à partir d'un état de sécheresse comparable, nos divers lots se trouvant

alors en équilibre avec la même atmosphère. Or, dans la nature, la réalisation des conditions d'équilibre n'a lieu que rarement, et des variations des conditions extérieures se produisent avant que l'état d'équilibre correspondant aux conditions précédentes soit atteint. Aussi ne trouve-t-on pas toujours des teneurs en eau correspondantes chez les diverses Mousses. Et même l'ordre des teneurs en eau n'est pas exactement le même pour deux espèces. A Royan, par exemple, au soir d'un jour dont la matinée a été marquée par une forte pluie et l'après-midi ensoleillé, l'*H. triquetrum* n'a plus que 31,8 d'eau p. 100 secs ; à côté de lui, le *Dicranum scoparium* moins rapidement desséché, en garde 153 p. 100. Quinze jours plus tard, dans des conditions analogues, nous trouvons 30,8 et 159. Mais, lorsque le ravitaillement en eau est plus restreint, assuré par les rosées par exemple, on voit au matin l'*H. triquetrum* atteindre 96,6 et le *Dicranum* 68,3. Après des grains courts et peu fournis surtout, la différence s'accentue et l'on peut juste sur leur fin trouver 315 d'eau pour l'*H. triquetrum* contre 98 seulement pour le *Dicranum scoparium*.

B. Variation des teneurs en eau réalisées en un même temps pour des emplacements différents. — J'ai étudié jusqu'ici trois cas particuliers. La station établie dans une clairière sur une dune de sable, à Royan (forme n° 4), celle qui s'étendait à la lisière de la forêt de Sapins sur une pente septentrionale à Lus-la-Croix-Haute (forme n° 2), celle qui se trouve sous le couvert du bois de Meudon (forme type) nous ont offert des résultats qui, pour chaque station, présentent une unité satisfaisante et qui montrent, si on les compare, entre quelles limites peuvent varier en France, sous des expositions différentes, les réponses d'un même organisme aux divers types de conditions météorologiques.

Il peut être intéressant également de poser un tout autre problème et de voir comment, en des lieux différant entre eux par leur exposition par exemple, les conditions d'hydratation peuvent être différentes à un même moment.

J'ai comparé, à cet effet, les teneurs en eau d'échantillons recueillis à Suzac, près de Royan, les uns au soleil, en un point

du sol atteint par les rayons solaires jusqu'à 8 heures du matin et à partir de 15 heures au mois d'août, les autres à l'ombre tout le jour sous des buissons de Chênes-verts et situés à 1 mètre à peine de la station précédente. Le premier échantillon est une forme intermédiaire entre la forme type et la forme n° 4; le second échantillon est la forme type elle-même. Dans les deux stations, l'*H. triquetrum* est en colonie fermée, dans la masse de laquelle se glissent à l'état diffus des *H. purum*. J'ai déterminé en même temps les teneurs en eau des deux espèces dans la zone insolée et dans la zone ombragée. Les valeurs obtenues à 16 heures, c'est-à-dire une heure après le début de l'insolation pour l'une des stations, figurent dans le tableau :

<i>Hypnum triquetrum.</i>	I (soleil)	13,4	d'eau p. 100 sec.
—	II (ombre).....	108,8	— — —
<i>Hypnum purum.</i>	I (soleil)	59,3	— — —
—	II (ombre).....	414	— — —

De même, à d'autres moments, j'ai trouvé dans des conditions analogues des teneurs de 18 au soleil et 112 à l'ombre, 16 au soleil et 125 à l'ombre pour d'autres stations à Royan, pendant les beaux jours du mois de septembre.

Ces exemples montrent l'étroitesse de l'emplacement qui fournit des conditions écologiques uniformes et quelle différence de régime biologique se trouve réalisée, à 1 mètre de distance, suivant que le soleil atteint ou non l'emplacement considéré.

On voit, d'autre part, que, le même jour, les conditions sont très différentes pour des emplacements différents, puisqu'on passe de l'état de sécheresse presque complet à une imbibition compatible avec une vie moyennement intense. De plus, on voit que l'*H. triquetrum* et l'*H. purum* se comportent dans les deux types de stations de la même manière : le rapport entre les deux valeurs obtenues au soleil et à l'ombre est sensiblement le même pour les deux espèces de Mousses :

$$\begin{aligned} & 8,4 \text{ pour l'}\textit{Hypnum triquetrum}. \\ & 7,0 \text{ pour l'}\textit{Hypnum purum}. \end{aligned}$$

L'H. purum est d'ailleurs toujours beaucoup plus riche en eau que *l'H. triquetrum*. Il s'agit là non seulement des valeurs absolues, qui sont sensiblement plus fortes, mais aussi du rapport entre la charge en eau maxima réalisable par imbibition et égouttage et la charge qui se trouve réalisée dans la nature. En effet, j'ai déterminé, pour les deux échantillons poussant à l'ombre, qu'ils conservaient après égouttage respectivement 850 et 1500 d'eau p. 100 secs.

Le rapport $\frac{108,8}{850} =$

0,12 est deux fois moindre que le rapport $\frac{414}{1500} = 0,26$.

L'H. triquetrum perd donc bien plus rapidement son eau que *l'H. purum*.

A Lus-la-Croix-Haute, de même, j'ai comparé les teneurs en eau de la forme n° 2 dans la station décrite plus haut, à celle de la forme n° 5 croissant à quelques mètres en arrière de la lisière de la forêt dans une sapinière obscure et à celle d'une touffe (forme n° 2) accrochée entre des pierres dans une pente rocheuse située sur le même versant, sans autre abri que quelques rochers en saillies et exposée aux rayons solaires à partir de 15 h. 30 en août.

Le même jour, les teneurs en eau observées ont été à 8 heures après une très forte rosée :

Station habituelle	223	d'eau	p. 100	secs.
Forme n° 5.....	58	—	—	—
Autre forme n° 2	170	—	—	—

et à 17 h. 30 après une journée ensoleillée, presque sans vent :

Station habituelle	87	d'eau	p. 100	secs.
Forme n° 5.....	47	—	—	—
Autre forme n° 2	36	—	—	—

On voit donc entre quelles limites peut varier, d'une station à une station même très voisine, la teneur en eau des Mousses au cours d'une même journée. Si les caractères climatologiques étaient uniformes en tout point d'une surface donnée du sol, la variation serait partout la même : l'action localisée de

la lumière, la présence d'écrans discontinus font que la plupart du temps le climat ne peut, pour des plantes de cette taille et de cette biologie, être défini par des caractères identiques que pour des surfaces de dimensions très petites.

IV. — LIAISON ENTRE LA MOUSSE ET LE SOL AU POINT DE VUE DES ÉCHANGES D'EAU.

Les déterminations précédentes ont porté uniquement sur la partie encore verte des Mousses. Au laboratoire, c'est sur elles que furent étudiés les échanges d'eau entre l'atmosphère et la Mousse. Dans la nature, ce sont elles seules qui ont été recueillies pour évaluation de leur charge en eau. L'hypothèse implicite que je faisais ainsi s'est trouvée confirmée au moins partiellement par l'analogie indiscutable des faits reconnus au laboratoire et dans la nature. Tout semble se passer comme si, dans la nature, la partie profonde, brunissante de la colonie, le sol lui-même n'existaient pas. Il faut revenir à présent sur ces deux points.

A. La partie profonde de la touffe. — Il est logique qu'elle soit plus riche en eau que la partie superficielle : la surface d'une masse qui se dessèche est plus sèche que l'intérieur.

C'est seulement lorsque toute l'eau faiblement liée à la Mousse est partie qu'il peut y avoir teneur en eau plus forte dans la Mousse verte, si le protoplasme est plus actif pour retenir l'eau que les membranes, qui seules subsistent dans la partie morte.

J'ai déterminé sur un certain nombre d'échantillons comparativement la teneur en eau de la partie supérieure verte et celle de la partie inférieure brune pour des lots appartenant soit à la forme type, soit à la forme de grande lumière (forme n° 2), soit à la forme d'ombre (forme n° 3).

Il y a, dans tous les cas, une différence nette entre les teneurs en eau des deux parties. Les résultats sont résumés dans le tableau XLIX :

Emplacement.	Conditions météorologiques.	Forme de croissance.	Teneurs en eau.		Rapport.
			Partie supérieure.	Partie inférieure.	
Près Royan (forêt de Suzac) .	5 h. après une ondée	Type	150	268	0,58
Même emplacement	Beau temps.	"	38	72	0,53
—	—	"	82	132	0,62
Près Royan (la Font) sous le couvert	4 h. 30 après fin d'une longue pluie.	"	483	648	0,74
Même emplacement à découvert	En même temps beau et nuageux, pluie la veille.	Type	176	255	0,69
Fontainebleau (val. de la Solle) sous la Hêtraie.....	T. nuageux, forte rosée le matin (fin septembre).	No 2	72	112	0,64
		Type	170	275	0,62
		No 3	230	291	0,79

On voit que :

a. La teneur en eau ou charge aqueuse est toujours plus forte pour la partie brune, mieux protégée contre l'évaporation, que pour la partie verte ;

b. Le rapport entre les deux valeurs déterminées pour la partie supérieure et la partie profonde semble décroître avec la teneur en eau des Mousses ; la différence absolue entre les deux teneurs en eau décroît également quand la Mousse se dessèche.

c. Il n'y a pas une différence considérable, en ce qui concerne ce rapport, entre les diverses formes de croissance ; le rapport est un peu moindre pour la forme no 2, plus grand pour la forme no 3 que pour la forme type. Les variations pour la forme type sont d'ailleurs assez importantes.

B. Relation avec le sol. — Dans les expériences sur la dessiccation poursuivies au laboratoire, une touffe de Mousses chargée d'une certaine quantité d'eau se desséchait progressivement ; les conditions de l'expérience étaient telles qu'aucun ravitaillement en eau n'était possible. Dans la nature, au contraire, les Mousses qui se dessèchent au cours d'une journée chaude conservent leurs relations avec le sol, et l'on peut se demander dans quelle mesure elles sont susceptibles de lui

emprunter de l'eau. La dessiccation prendrait alors un caractère tout différent de celui qu'elle présente dans l'expérience de laboratoire.

On sait que la conduction de liquides à travers les tiges de Mousse est très faible : il n'y a pas de vaisseaux différenciés. Cette conduction n'en existe pas moins. Elle est difficile à mettre en évidence. Si l'on immerge la base de tiges de Mousses qui présentent une position de fanaison ou de reploiement comme le *Mnium undulatum* ou le *Polytrichum formosum*, on voit, malgré la présence de l'eau, les feuilles se faner ou se replier. En apparence, l'eau ne monte donc pas jusqu'à elles. Tout ce que démontre la fanaison ou le reploiement, c'est que la teneur en eau qui se trouve réalisée pour la Mousse est inférieure à celle pour laquelle les cellules des feuilles de *Mnium* ont leur turgescence normale et à celle pour laquelle les tissus mécaniques du *Polytrichum* ont l'imbibition nécessaire pour en étaler les feuilles. En fait, on trouve, par exemple, pour l'*H. triquetrum* que la teneur en eau moyenne des brins détachés à 5 millimètres de la partie qui plonge dans l'eau est 55 d'eau p. 100 secs, dans la même atmosphère où des brins ne trempant pas dans l'eau s'abaissent à 18 d'eau p. 100 secs. De même, pour le *Mnium undulatum*, la teneur en eau est de 82 p. 100 secs, tandis que, pour la Mousse séchée dans la même atmosphère, elle est de 24,5 p. 100 secs. Il est donc très évident qu'il y a montée de l'eau depuis le liquide où plongent les tiges à l'intérieur de celles-ci.

Mais, dans la nature, les Mousses absorbent-elles l'eau du sol? Le problème est tout différent. Il a donné lieu, en Allemagne, à la fin du XIX^e siècle, à une importante discussion sur le rôle des Mousses dans les forêts. Des théories opposées ont été formulées par GERWIG, EBERMAYER RIGLER, et la nécessité de les départager a été l'occasion d'un travail important d'OITMANNS.

Pour les uns, les Mousses semblaient devoir constituer à la surface du sol un manteau protecteur empêchant l'évaporation et, par conséquent, maintenant à l'intérieur du sol une quantité d'eau considérable dont la présence permettrait la prospérité de la forêt. Pour d'autres, au contraire, les Mousses

constitueraient à la surface du sol comme une sorte d'éponge qui pomperait l'eau du sol et la rejetterait par évaporation dans l'atmosphère. Dans cette hypothèse, loin d'être utiles à la forêt, les Mousses lui seraient nuisibles, puisqu'elles abaisseraient la teneur en eau du sol.

OLTMANNS a montré que, expérimentalement, on constate à la fois chez les Mousses l'existence d'une conduction intérieure et d'une conduction extérieure de l'eau; mais, pour le problème particulier posé par les forestiers, le petit nombre d'expériences qu'il a réalisées dans la nature lui permet de conclure que, tant que les gazons de Mousses contiennent de l'eau, ils empêchent la dessiccation du sol et que, d'autre part, ils n'empruntent pas d'eau même à un sol moyennement humide. L'étude de la dessiccation, telle qu'elle est faite au laboratoire, est donc, en ce qui concerne un ravitaillement en eau de la Mousse à partir du sol, absolument applicable au cas réalisé dans la nature. La seule différence qui existe entre les deux types d'expérience, c'est que, dans la nature, placées au-dessus d'une surface qui, même dans la saison sèche, peut demeurer longtemps un peu humide et émettre de la vapeur d'eau, les Mousses peuvent, étant maintenues dans une atmosphère moins sèche, être ralenties dans leur dessiccation et protégées contre une évaporation trop active.

TROISIÈME PARTIE

ACTION DE LA VARIATION DES TENEURS EN EAU SUR LES PRINCIPALES FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES DE *L'HYPNUM TRIQUETRUM*

La variation physico-chimique essentielle subie par les Mousses du fait de leur biologie est la variation de teneur en eau. Elle a une importance capitale, parce qu'elle retentit sur toutes les activités physiologiques de la Mousse. Et pourtant on a tendance à la considérer comme moins importante que la variation en un quelconque des autres constituants cellulaires, car on regarde souvent l'eau comme un solvant et non comme un corps actif dans les processus vitaux.

C'est ainsi qu'on rapporte toutes les activités physiologiques des êtres à leur masse sèche. Une telle attitude serait parfaitement justifiée si l'eau était le seul élément variable dans la constitution physico-chimique du protoplasme et si 1 gramme de matière sèche n'avait pas des significations très différentes, suivant qu'il s'agit de tissus jeunes à peine différenciés ou de tissus comportant des cellules à membranes épaisses, ou bien contenant des matières de réserves.

De plus, parce que des mots tels que « vie latente » et « vie manifestée » établissent des catégories et portent en eux l'ébauche d'une théorie, on imagine volontiers que l'eau intervient d'une façon très spéciale pour régler les activités des protoplasmes : ou bien sa teneur est fixe dans l'organisme ; dès lors son retrait total ou partiel détermine la mort ; ou sa teneur est variable, et cette variation peut être tolérée sans préjudice ; mais alors le temps seul pendant lequel le protoplasme est imbibé d'eau, compte ; alors seulement l'organisme vit ; il peut, après avoir perdu son eau, passer à l'état de vie latente, dans lequel toutes les activités physiologiques sont

suspendues, dans lequel la vie est cachée, dans lequel il attend de revivre.

En collaboration avec M. le Professeur André MAYER, nous avons cherché à déterminer quel est le rôle de l'eau, en tant que constituant cellulaire, sur les diverses activités du protoplasme, et, parce que des organismes à teneur en eau variable comme les Mousses fournissent nécessairement un objet de choix, nous avons étudié les variations de la respiration et celles de l'assimilation chlorophyllienne en fonction de la teneur en eau. Nos expériences ont porté pour la plupart sur l'*H. triquetrum* et complètent par conséquent l'étude biologique que j'ai faite. J'y ai joint un certain nombre d'expériences établissant l'action des teneurs en eau sur la croissance.

CHAPITRE PREMIER

LA RESPIRATION DE L'*HYPNUM TRIQUETRUM* SA VARIATION EN FONCTION DE LA TENEUR EN EAU

D'une façon générale, on ne peut guère séparer les deux questions. Quelle que soit l'espèce de Mousse étudiée, ou bien il faudra considérer dans son ensemble la touffe de Mousse telle qu'on l'aura prélevée, sans la débarrasser des feuilles, brindilles et terre qu'elle renferme, et le poids sec ne signifiera pas plus que le poids frais, ni que les échanges constatés; ou bien, la préparant pour ne soumettre à l'expérience que les parties vivantes, on ne pourra manquer de la dessécher partiellement. La remouillera-t-on pour la mettre en expérience, l'étudiera-t-on telle quelle? Voilà le problème posé.

I. — ÉTAT DE LA QUESTION.

Et pourtant il n'y a dans la littérature que quelques indications relatives à la respiration des Mousses (dans l'ouvrage déjà fort ancien de GRISCHOW et dans les travaux de BONNIER et MANGIN, *Recherches sur la respiration et transpiration des Champignons*), avant deux mémoires importants et relativement récents.

BASTIT a étudié l'influence du « sommeil » sur la fonction respiratoire. Il oppose, en effet, l'état de veille et l'état de sommeil des Mousses, caractérisés surtout à ses yeux par une différence d'aspect extérieur. Il opère avec le *Polytrichum juniperinum*, qu'il place en air confiné dans une éprouvette retournée sur le mercure, dont il analyse l'atmosphère avant et après respiration. Les conclusions de son travail sont que la respiration n'est pas interrompue pendant l'état de som-

meil ; celui-ci a pour effet de provoquer, pour la tige feuillée des Mousses, une diminution notable de l'intensité de la respiration. D'autre part, en ce qui concerne le quotient respiratoire, BASTIT trouve qu'il a « même régularité qu'à l'état de veille ». En fait, les variations expérimentales vont de 0,62 jusqu'à 1, et l'auteur conclut que les variations du rapport $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ sont assez faibles pour qu'il soit permis de le considérer comme constant.

Il y a deux critiques fondamentales à adresser à ce travail : l'état de sommeil et l'état de veille semblent être, comme veille et sommeil des animaux supérieurs, deux formes nettement tranchées de l'activité de l'organisme. Ces deux mots évoquent l'idée qu'on passe brusquement de l'un à l'autre, lorsque la variation qui détermine ce passage, et qui est d'abord inefficace, atteint une certaine grandeur; par suite, BASTIT néglige de déterminer la teneur en eau.

D'autre part, en ce qui concerne les quotients respiratoires, il paraît exagéré de considérer comme identiques des quotients variant entre 0,60 et 1.

Le travail de JÖNSSON résume une série de recherches sur la respiration des Muscinées. L'intensité respiratoire est ici mise en relation avec la teneur en eau de la plante. En faisant absorber par une Mousse des quantités d'eau croissantes, on obtient des volumes d'acide carbonique qui vont eux-mêmes en croissant, comme l'indique le tableau suivant relatif au *Mnium undulatum*.

TABLEAU L

Durée de l'immersion dans l'eau avant l'expérience.	Proportion d'eau p. 100.	CO_2 dégagé en 10 h. pargr. sec.
1 minute	40	0,750
35 minutes.....	59	1,350
2 heures	65	3,900
Etat naturel dans un lieu ombragé et humide.....	84	9,680

Ainsi l'augmentation et la diminution de la proportion d'eau sont en relations étroites avec les volumes de gaz dégagés ou absorbés par les Mousses.

Quant au rapport entre l'acide carbonique dégagé et l'oxygène absorbé, il présente des valeurs analogues à celles que fournissent les autres plantes.

II. — RECHERCHES PERSONNELLES.

A. Technique. — La réalisation d'expériences sur les échanges gazeux des Mousses amenées à divers degrés d'hydratation nous a conduits à l'utilisation d'une technique précise. L'échantillonnage du matériel doit permettre la constitution de lots comparables. Le matériel d'expérience est constitué uniquement des parties vraiment vivantes : axes dressés garnis de feuilles vertes et portant des rameaux latéraux verts également. Les brins obtenus par triage sont lavés dans un courant d'eau de source et débarrassés, autant que possible, des poussières et corps étrangers. Il faut, d'autre part, amener tous les éléments d'un même lot à une même teneur en eau. Une heure de séjour dans l'eau de source donne également la saturation pour tous les brins. S'il s'agit de réaliser une teneur en eau inférieure à la saturation, on peut soit laisser se produire l'équilibre, pour tous les brins du même lot, avec une atmosphère d'une tension de vapeur donnée, par exemple en présence d'une grande masse d'une solution convenablement choisie, soit dessécher dans une atmosphère dont la tension de vapeur soit beaucoup moindre, en prenant soin que tous les éléments qui constituent le lot soient soumis aux mêmes actions desséchantes : en pratique, dans une grande cage cylindrique à parois faites de gaze, les Mousses étaient brassées continuellement par rotation de la cage, en même temps qu'elles étaient soumises à l'action d'un courant d'air sec. On réalisait ainsi des conditions de séchage uniforme : trois échantillons différents, prélevés dans un même lot de Mousses desséchées suivant cette technique, présentaient respectivement des teneurs en eau de 43,5, 44,7 et 45,1 d'eau p. 100 secs.

La mesure de l'intensité des oxydations était faite en déterminant à la fois l' O_2 absorbé et le CO_2 produit, soit par la méthode du confinement, soit par la méthode de l'extraction totale. Pour la méthode du confinement, nous avons utilisé

des flacons bouchés à l'émeri et munis d'un robinet, de volume exactement jaugé, en faisant la densité de chargement de 2 grammes à 0^{gr},5 de Mousse sèche par 100 centimètres cubes. Chargé d'air du laboratoire après vide fait à la pompe, le flacon contenant les Mousses était placé dans un thermostat.

L'atmosphère du flacon mise en équilibre de pression avec l'air extérieur au début de l'expérience était, en fin d'expérience, soumise à une mesure de pression, partiellement déplacée et analysée. L'analyse faite avec un eudiomètre à potasse et phosphore, muni d'un comparateur thermobarométrique et dont j'ai donné la description, avait une exactitude de l'ordre du cinq millième. L'azote contenu dans le flacon, dont le volume se trouvait déterminé avant et après l'expérience, ne présentait pas une variation de plus de 0^{cc},5 pour des flacons de 700 à 800 centimètres cubes.

La différence entre les volumes d'oxygène au début et en fin d'expérience indiquait l'oxygène absorbé; la même méthode donnait l'acide carbonique produit.

Précision de la mesure. — Les méthodes d'extraction et d'analyse sont assez précises pour que les erreurs soient négligeables. Dans le cas où l'on étudie la variation de la respiration en fonction de la teneur en eau, la principale cause d'erreur est la différence de tension de vapeur existant entre les divers lots; il faut tenir compte de la tension de vapeur pour calculer les volumes gazeux réduits à 0^o,760 et secs; or il est difficile de déterminer sur l'atmosphère même qui sert à l'expérience la tension de vapeur qui s'y trouve réalisée. De plus, l'échantillonnage ne constitue pas des lots absolument identiques: de même qu'il y a une variation de teneur en eau entre les divers échantillons qu'on peut prendre dans un même lot, il y a une différence d'intensité respiratoire entre ces divers échantillons. Trois lots dont la teneur en eau, déterminée sur un quatrième échantillon, est 140 p. 100 secs, consomment par gramme de Mousse et par heure 0^{cc},146, 0^{cc},159, 0^{cc},148 d'oxygène ou 0^{cc},350, 0^{cc},380, 0^{cc},355 d'oxygène par gramme sec. L'erreur probable due à l'échantillonnage est ainsi de l'ordre du dixième.

B. La respiration de l'*H. triquetrum* saturé d'eau — Pour pouvoir étudier les variations du phénomène respiratoire causées par la variation de teneur en eau, je définirai d'abord les caractères de la respiration de l'*H. triquetrum* lorsqu'il est saturé d'eau.

1. CARACTÈRES GÉNÉRAUX. — a. *Intensité respiratoire* de l'*H. triquetrum*. — Dans les conditions où ont été faites la majeure partie de nos expériences, entre 12° et 16°, l'intensité respiratoire de l'*H. triquetrum* saturé d'eau est de 0^{cc},300 à 0^{cc},400 d'oxygène consommé par gramme de matière sèche et par heure.

b. *Quotient respiratoire*. — Il est voisin de l'unité. Certaines expériences indiquent un quotient un peu supérieur à 1 ; mais généralement, pour des Mousses fraîchement récoltées, il est compris entre 0,95 et 1. Enfin parfois, même aussitôt après la récolte, on constate un quotient relativement bas, jusqu'à 0,70 environ.

2. VARIATION DE LA RESPIRATION AVEC LES ÉTATS PHYSIOLOGIQUES. — En effet, la respiration varie avec l'état physiologique de la Mousse.

a. Par exemple, si l'on suit en fonction du temps les échanges respiratoires d'un lot de Mousses à partir de sa récolte, on voit que, d'une part, l'intensité respiratoire diminue ; d'autre part, les quotients respiratoires diminuent également, comme le montre l'expérience résumée ci-dessous :

TABLEAU LI

Temps.	Intensité respiratoire O ² consommé (cm ³)	Quotient respiratoire.
1 ^{er} et 2 ^e jours.....	0,300	0,89
3 ^e et 4 ^e —	0,224	0,85
5 ^e et 6 ^e —	0,216	0,77

Ainsi, l'intensité respiratoire n'a pas une valeur constante indépendamment du temps. Tout se passe comme si, du fait de la combustion respiratoire, diminuait progressivement dans la Mousse la teneur en substances sur lesquelles porterait

l'oxydation. Il s'agit sans doute de glucides que l'assimilation chlorophyllienne avait accumulés dans la cellule et qu'une expérience prolongée à l'obscurité a fait disparaître. La variation du quotient respiratoire confirme le fait. Ce caractère oppose la respiration des parties autotrophes des plantes vertes à celles des parties où s'accumulent des substances de réserve : la respiration d'un tubercule ou d'un bulbe ne varie que très lentement au cours du temps.

b. On peut, d'ailleurs, montrer que c'est bien un déficit de matériel respiratoire oxydable qui détermine cette diminution des oxydations. Si l'on immerge les Mousses dans une solution de glucose, leur intensité respiratoire augmente. C'est ainsi, par exemple, que des lots qui avaient donné respectivement après six jours de conservation à l'obscurité : 0^{cc},211 et 0^{cc},197 d'oxygène par gramme sec et par heure, sont susceptibles, après séjour pendant deux heures dans une solution de glucose de concentration N/10, de donner respectivement à la même température : 0^{cc},488 et 0^{cc},512 par gramme sec et par heure. En même temps, les quotients respiratoires passent de 0,82 et 0,85 à 0,97 et 0,98.

c. Nous verrons plus loin, à propos de l'assimilation chlorophyllienne, dans quelles limites est déterminée, par la modification de composition que l'assimilation fait subir au protoplasme, une variation de l'intensité respiratoire.

d. *Variation de la respiration avec les états physiologiques réalisés dans la nature.* — La variation des états physiologiques, expérimentalement réalisable, peut être rencontrée également dans la nature. L'intensité respiratoire de l'*H. triquetrum* ne demeure pas constante d'un bout de l'année à l'autre (les expériences étant bien entendu faites à la même température).

α. Voici un certain nombre des valeurs obtenues au cours de l'année et qui permettent de tracer la variation de l'intensité respiratoire pour les Mousses saturées d'eau à 14° environ :

TABLEAU LII

Dates.	Oxygène consommé (cm ³).
12 janvier.....	0,225, 0,217 (et 0,100)
1 ^{er} février.....	0,300
8 mars	0,226 et 0,206
15 avril	0,380
20 mai	0,400 et 0,485
3 et 19 juin.....	0,410 et 0,400
16 et 23 juillet	0,318 et 0,243
3 et 10 octobre.....	0,363 et 0,448
Novembre	0,400, 0,408 et 0,325
Décembre.....	0,236, 0,238 et 0,196

Ainsi l'intensité respiratoire des Mousses à température fixe, faible au début de l'année, s'élève surtout à partir du mois d'avril; sa valeur reste élevée jusqu'en novembre avec des oscillations assez considérables pendant la période chaude et sèche ; elle s'abaisse en novembre et présente à peu près sa valeur minima en décembre et janvier. Il ne s'agit nullement ici, bien entendu, des intensités respiratoires réalisées dans la nature, où température et teneur en eau varient. Les valeurs obtenues ne témoignent que de la variation de l'état physiologique de la plante.

¶. C'est là d'ailleurs l'allure générale de la courbe ; elle est modifiée dans son détail par toute la série des variations climatériques. En janvier 1926, le début du mois a été très doux. Les *H. triquetrum* recueillis à Bellot (Seine-et-Marne) présentent une intensité respiratoire de 0^{cc},249 et 0^{cc},225 d'oxygène consommé. A ce moment, commence une petite vague de froid. Les Mousses recueillies le 17 janvier, sous la neige, ont comme intensité respiratoire 0,100. Pendant la semaine suivante, la température s'élève, et c'est parle beau temps que sont récoltées, le 31 janvier, des Mousses dont l'intensité respiratoire est de 0,300. Ainsi, après l'action du froid, l'intensité respiratoire a été fortement abaissée. Bien que l'*H. triquetrum* supporte aisément les basses températures, elles sont loin de lui être favorables et déterminent un amoindrissement de ses activités physiologiques.

Inversement, pendant la période chaude et sèche, la réali-

sation d'un degré de dessiccation un peu avancé semble, malgré la reviviscence, nuire à la plante. Les Mousses récoltées le 16 juillet par un temps chaud, couvertes de rosée, consomment $0^{\circ}C,318$ d'oxygène par gramme sec et par heure. Dans une période sèche et très chaude qui suit, leur intensité respiratoire s'abaisse : le 21 juillet, les Mousses saturées d'eau ont comme intensité respiratoire 0,240 et le 23 juillet 0,243. Ces valeurs sont nettement inférieures à celles qui correspondent à la valeur normale en cette saison.

Il y a de même une variation assez régulière des quotients respiratoires au cours de l'année ; elle est marquée moins dans les valeurs observées que par les limites entre lesquelles peuvent varier ces valeurs.

Voici, par exemple, quelques quotients rencontrés en divers mois pour des Mousses de la forme type (station de Meudon).

TABLEAU LIII

	0,72	0,85	0,91	1,04
Janvier	0,72	0,85	0,91	1,04
Mars.....	0,70	0,77	0,85	0,90
Mai.....	0,69	0,77	0,90	0,93
Juillet	0,91	0,93	0,94	0,96
Octobre	0,89	0,94	1,00	1,06
Décembre.....	0,89	1,03	1,08	1,09

D'une façon générale, les quotients respiratoires sont nettement inférieurs à l'unité pour l'*H. triquetrum* saturé d'eau de mars à juin. Ils sont au contraire voisins de l'unité et souvent supérieurs de septembre à janvier.

Mais les mêmes influences climatériques qui affectent l'intensité respiratoire modifient également les quotients. Voici quels ils sont dans les deux cas cités précédemment.

Effet d'une vague de froid en hiver.

- | | |
|--|---------------------------------|
| 10 janvier (temps doux, quelques Mousses givrées). | 1,04 ; 0,72 (?) ; 0,98 ; 0,91 ; |
| 17 janvier (Mousses sous la neige)..... | 0,69 ; 0,71 |
| 31 janvier (le temps est redevenu doux) | 0,89 ; 0,95 |

Effet de la sécheresse en été.

- | | |
|--|------|
| 16 juillet (beau temps, après deux jours de pluie).. | 0,99 |
| 21 juillet (beau temps chaud et sec)..... | 0,96 |
| 23 juillet (temps très sec) | 0,88 |

Les variations du climat, qui déterminent une diminution de l'intensité respiratoire, produisent ici également une diminution du quotient respiratoire.

e. Les autres actions susceptibles d'influencer l'état physiologique de la plante apportent, elles aussi, une modification importante aux échanges respiratoires. L'immersion dans des solutions acides ou salines détermine fréquemment une augmentation des échanges jusqu'à les doubler si les concentrations sont relativement faibles, une diminution et finalement l'arrêt si elles sont fortes. Ce sont là des faits de laboratoire qui ne trouvent pas d'application immédiate dans la biologie de la Mousse.

f. *Action du lavage.* — Parmi les causes qui agissent sur l'état physiologique de la Mousse et, par là même, sur son intensité respiratoire, l'une de celles que nous avons encore rencontrées au laboratoire doit entrer en jeu dans la nature. Nous avons remarqué qu'après un séjour assez long dans l'eau, et surtout dans l'eau distillée, l'intensité respiratoire des Mousses s'abaisse.

Tandis que, par exemple, des Mousses non lavées, à la surface desquelles on a seulement pulvérisé la quantité d'eau de source nécessaire pour les mouiller, absorbent :

$0^{cc},393$ et $0^{cc},404$ d'oxygène par gramme sec (Q. R. : 0,85 et 0,91),

des Mousses cueillies en même temps consomment, après séjour pendant une heure dans l'eau de source :

$0^{cc},349$ et $0^{cc},325$ d'oxygène (Q. R. : 0,85 et 0,88),

et des Mousses lavées à l'eau distillée renouvelée quatre fois pendant une heure :

$0^{cc},300$ et $0^{cc},272$ d'oxygène (Q. R. : 0,72 et 0,81).

Il y a donc une diminution de l'activité respiratoire due au lavage ; il y a également une diminution du quotient après emploi de l'eau distillée.

Les Mousses sont soumises, dans la nature, d'une façon assez comparable, à l'action des précipitations atmosphériques. Il

y avait donc lieu de chercher à analyser le phénomène qui peut s'y produire aussi.

On doit d'abord se demander s'il n'y a pas une analogie avec les résultats obtenus par lavage sur d'autre matériel : HOPKINS, MEYERHOFF, etc., ont montré que la Levure de bière, soumise à des lavages successifs, diminue considérablement d'intensité respiratoire. Ils expliquent cette variation par l' entraînement d'un coferment qui, remis au contact de la Levure, restaure l'intensité respiratoire primitive.

Nous avons vu, d'autre part, que le séjour des Mousses dans l'eau détermine la sortie de substances qui, pour une part au moins, sont des substances organiques. Ce sont elles peut-être qui fournissent le matériel nécessaire à la combustion. Peut-être sont-elles aussi mélangées de sels, qui seraient actifs puisque la concentration saline du milieu est susceptible de déterminer une augmentation de l'intensité respiratoire.

Enfin les Mousses portent dans la nature, à la surface de leurs feuilles, une quantité appréciable de poussières (matières organiques en voie de destruction, substances minérales). Le lavage supprime ces poussières : celles-ci, bien qu'extérieures à la plante, peuvent avoir une importance pour le développement de ses fonctions physiologiques. Nous avons, dans une même expérience, soumis à une première épreuve certaines de ces hypothèses.

Dans une masse homogène de Mousse, on préleve 6 lots comparables : 1 et 2 sont utilisés tels qu'ils ont été recueillis, sans lavage ; on pulvérise à leur surface l'eau nécessaire à les mouiller. Tous les autres lots sont, comme dans l'expérience précédente, lavés quatre fois à l'eau distillée. Parmi ces 4 lots, 3 et 4 sont mis en expérience après lavage ; sur le lot 5, on pulvérise une solution de glucose à 2 p. 100; le lot 6 est chargé d'une partie du dépôt poussiéreux tombé au fond de l'eau au cours des lavages. Enfin, dans un dernier flacon, on enferme le reste de ce dépôt.

L'intensité respiratoire de ces divers échantillons, pour un séjour de quarante heures à l'obscurité, à 14°, est donnée ainsi que leur quotient respiratoire dans le tableau suivant :

TABLEAU LIV

Numéro du lot.	Oxygène consommé.	Quotient respiratoire.
1	0,315	0,98
2	0,345	0,94
3	0,200	0,92
4	0,226	0,90
5	0,312	0,97
6	0,250	0,80
7	0,017	0,73

On voit que :

- 1^o L'intensité respiratoire est diminuée par le lavage;
- 2^o La présence de glucose ramène la Mousse à l'intensité respiratoire qu'elle présente sans lavage. Le quotient redevenant très voisin de 1;

3^o Le fait de replacer sur la Mousse les poussières que le lavage en avait séparées augmente d'une manière appréciable l'intensité respiratoire, sans toutefois la ramener à sa valeur primitive;

4^o La bourbe qu'on obtient par lavage des Mousses présente des échanges gazeux analogues aux échanges respiratoires. Leur intensité est relativement faible. Le total des échanges gazeux des Mousses, prises isolément, et des poussières qu'elles portaient, prises isolément, est moindre que les échanges qu'elles fournissent ensemble.

Entre les diverses hypothèses que l'on pouvait envisager, cette expérience ne départage donc pas : elle indique simplement quels sont les faits qui peuvent intervenir dans la variation de l'intensité respiratoire.

Sans doute les substances extraites de la Mousse par le lavage ont, soit par leurs propriétés chimiques de substances oxydables, soit par leurs propriétés biologiques (coferments), une action directe sur l'intensité respiratoire de la Mousse.

A coup sûr, la masse pulvérulente que le lavage en détache intervient elle aussi. La Mousse n'est pas liée au sol par un système absorbant ; la conduction des matières minérales ne peut se faire d'une façon appréciable, à partir du sol, même

chez les Mousses qui présentent au centre de leur tige une ébauche de différenciation vasculaire. Mais il semble que le ravitaillement en sels soit possible par le moyen de la feuille elle-même : la Mousse porte en quelque sorte son sol, un sol « épiphyte », à la surface de ses feuilles, dont le rôle est à la fois absorbant et assimilateur.

De plus, cette expérience fait voir comment le lessivage par la pluie et le séjour dans l'eau peuvent nuire à la vie de la Mousse. *L'H. triquetrum* est strictement une espèce aérienne. Il est vraisemblable que les caractéristiques des Mousses aquatiques doivent être, sous ce rapport, toutes différentes.

3. ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA RESPIRATION DE *L'H. triquetrum*. — Étant données les caractéristiques climatériques des diverses stations où se développe *L'H. triquetrum*, cette plante peut se trouver dans la nature exposée à des températures très différentes. On sait que les Mousses manifestent, même pendant l'hiver, une activité notable; pour beaucoup d'entre elles, c'est la période où se développent les sporogones; il est donc intéressant de rechercher l'action des températures sur leur intensité respiratoire. D'autre part, au cours de l'été, soit qu'elles se trouvent dans des stations où atteint le soleil, soit qu'elles se trouvent dans l'ombre des bois, elles peuvent être exposées à des températures relativement élevées. J'ai donc déterminé la variation d'intensité respiratoire pour *L'H. triquetrum* entre 0° et 37°.

J'ai utilisé pour cette recherche des Mousses recueillies pendant l'hiver (Meudon, 10 décembre 1923, 9 h. 45, T = - 2°). L'intensité respiratoire que j'indique pour les basses températures correspond donc bien à celles que présentaient alors les Mousses à des températures égales ou même inférieures dans la nature. Dans le cas seulement des températures élevées, on pourrait craindre que l'intensité respiratoire se trouve exagérée, par suite du brusque changement de température auquel la Mousse a dû être soumise. En fait, on trouvera au contraire que les intensités respiratoires sont faibles, par rapport à celles qu'on obtient l'été aux mêmes températures. Les résultats expérimentaux figurent dans le tableau suivant :

TABLEAU LV

Température.	Oxygène consommé par gramme sec-heure.	Quotient respiratoire.
10°,5 à 0°,3	0,043	0,98
50°,7 à 50°,5	0,065	1,06
120°,7 à 120°,4	0,160	0,98
210°,4 à 200°,6	0,326	0,96
260°,3 à 250°,7	0,411	0,98
370°,0 à 370°,2	0,608	0,96

On voit que l'intensité respiratoire fait plus que doubler pour une variation de 10°. Entre 0° et 10°, le coefficient de température est environ 3. Entre 10° et 20°, il est environ 2,5. Entre 20° et 30°, il s'abaisse encore.

Lorsqu'on maintient pendant plusieurs jours des Mousses à la température de 37° et à l'état humide, on constate que, d'une part, l'intensité respiratoire baisse rapidement et que, d'autre part, l'apparence des Mousses s'altère profondément. La chlorophylle disparaît bientôt complètement ; le contenu protoplasmique des cellules se brûle en quelque sorte.

4. COMPARAISON DE LA RESPIRATION DE L'*H. triquetrum* AVEC CELLE DE DIVERSES AUTRES MOUSSES. — J'ai pu trouver quelques valeurs dans le travail de JÖNSSON (1894). Le volume d'acide carbonique qu'il indique correspond sensiblement au volume d'oxygène consommé, puisque le quotient est voisin de 1. Les valeurs obtenues pour deux formes terrestres sont, si l'on tient compte des températures des expériences, du même ordre de grandeur que celles que j'ai rencontrées pour l'*H. triquetrum* : *Fissidens taxifolius* : 0°,3 par gramme sec-heure; pour l'*H. cupressiforme* : 0°,743 (*H. triquetrum* serait intermédiaire); JÖNSSON a examiné également des formes aquatiques dont la respiration est beaucoup plus active : *Sphagnum cuspidatum* : 1°,36; *Fon-tinalis antipyretica* : 1°,05. Les valeurs obtenues pour l'*H. triquetrum* correspondent donc à celles des Mousses aériennes dont la respiration est faible.

J'ai déterminé moi-même, dans un certain nombre de cas,

à titre de comparaison, l'intensité respiratoire du *Mnium undulatum*. Même en faisant intervenir les différences des températures des expériences, je n'ai pas obtenu de valeurs aussi élevées que celles qu'indique JÖNSSON à son sujet ($0^{\circ}c,97$) ; mais la Mnie ondulée a toujours présenté une intensité respiratoire supérieure à celle de l'*H. triquetrum*. On peut songer à rapporter cette différence à la différence de masse relative des membranes.

Les caractères physiologiques sont très analogues : même décroissance de l'intensité respiratoire à partir du moment de la cueillette ; même variation saisonnière avec (pour 14° environ) comme minimum : $0^{\circ}c,187$ en janvier et comme maximum : $0^{\circ}c,540$ en juillet. La seule différence appréciable que j'aie pu constater est une différence de résistance à l'action de la température : la Mnie ondulée résiste mieux que l'*H. triquetrum* à l'action des températures élevées et perd moins rapidement sa chlorophylle.

5. COMPARAISON DE LA RESPIRATION DES DIVERSES FORMES DE CROISSANCE DE L'*H. triquetrum*. — a. Intensité respiratoire.

— J'ai cherché dans quelle mesure l'intensité respiratoire de l'*H. triquetrum* est différente pour les diverses formes de croissance.

Je n'ai trouvé qu'une seule indication sur un sujet analogue, dans le travail de JÖNSSON sur la respiration des Mousses. Il indique que les échantillons cueillis dans un lieu très humide ont des échanges respiratoires plus importants que des échantillons de la même espèce cueillis sur un terrain sec. Pour le *Sphagnum cuspidatum*, par exemple, la forme de station humide émet par gramme sec et par heure $1^{\circ}c,37$ d'acide carbonique et absorbe $1^{\circ}c,46$ d'oxygène. La forme de station sèche émet $0^{\circ}c,73$ d'acide carbonique et absorbe la même quantité d'oxygène. Cette expérience ne comporte pas toute la précision voulue : l'auteur n'indique pas les teneurs en eau des deux échantillons. Il faut qu'elles soient égales ou tout au moins que la saturation soit réalisée dans les deux lots, pour que les résultats soient comparables. D'autre part, l'auteur ne s'est pas assuré que les deux lots présentaient le même état d'intégrité physiologique.

Pour ma part, j'ai fait quelques déterminations portant sur quelques-unes des formes que j'ai précédemment décrites. Je comparerai les résultats avec ceux qui ont été obtenus la même année et vers la même époque sur des échantillons présentant la forme type et provenant de Meudon.

J'ai recueilli dans la forêt de Compiègne, le 10 juin 1923, la forme d'ombre humide décrite et figurée sous le n° 3. Le lendemain de la récolte, après imbibition pendant une heure, la teneur en eau déterminée par essorage à la main est 416 p. 100 secs ; l'oxygène absorbé est de 0^{cc},380 par gramme sec. Comme expérience témoin, voici les résultats d'une expérience sur Mousses recueillies à Meudon, le 19 juin : teneur en eau : 410 ; intensité respiratoire : 0^{cc},400 d'oxygène absorbé par gramme sec.

Les Mousses récoltées à Saumur, le 21 mai 1923, dans une station exposée au soleil, et, à ce moment de l'année, à une humidité assez abondante (forme de croissance n° 2), ont présenté, deux jours après la récolte, une teneur en eau de 384 d'eau p. 100 secs et une consommation de 0^{cc},419 d'oxygène par gramme sec. A Meudon, vers la même date, les Mousses ont comme imbibition 413 d'eau p. 100 secs, et leur intensité respiratoire est de 0^{cc},400 d'oxygène par gramme sec.

Enfin j'ai recueilli, le 1^{er} juillet 1923, à Bouray, sur une pente sableuse protégée par un ombrage léger, c'est-à-dire en terrain sec, une forme de croissance nettement caractérisée comme xéromorphose et assez voisine de la forme n° 4. L'imbibition, après deux heures de séjour dans l'eau de source, a été de 392 p. 100 secs, l'intensité respiratoire de 0^{cc},352 d'oxygène par gramme sec. L'expérience témoin (Mousses de Meudon) peut être fournie par la récolte du 19 juin étudiée plus haut (teneur en eau : 410 ; oxygène consommé : 0^{cc},400) ; la détermination suivante, faite à Meudon, date du 16 juillet et indique une absorption de 0^{cc},318 par gramme sec et par heure.

On voit que, pour les diverses formes de croissance étudiées lorsqu'on réalise la saturation par l'eau, l'intensité respiratoire est tout à fait du même ordre de grandeur que pour la forme type. J'ai dit que les erreurs dues à l'échantillonnage

pouvaient atteindre jusqu'au dixième. Dans les expériences faites sur des formes de croissance différentes, je n'ai pas trouvé de différences sensiblement plus importantes par comparaison avec la forme type.

b. *Quotients respiratoires.* — Voici enfin les quotients respiratoires obtenus pour ces diverses formes de croissance, les Mousses étant saturées d'eau :

Forme n° 3. — Ombre humide. Compiègne, 10 juin 0,98

Forme n° 2. — Station humide et ensoleillée. Saumur, 21 mai... 0,90

Forme n° 4. — Station sèche et claire. Bouray, 1^{er} juillet.... 0,84

Ces variations sont relativement faibles, analogues à celles des Mousses étudiées dans la station type de Meudon.

S'il existe des différences dans le comportement physiologique des diverses formes de croissance, ces différences s'expliquent soit par la forme, par le groupement des divers éléments qui constituent la colonie, soit par la différence que présentent en grandeur les actions exercées par les facteurs externes qui constituent les climats des diverses stations ; elles ne s'expliquent pas, en ce qui concerne la respiration, par une adaptation physiologique différente des diverses formes de croissance.

C. Variation des phénomènes respiratoires en fonction de la teneur en eau. — 1. INTENSITÉ RESPIRATOIRE. — En utilisant

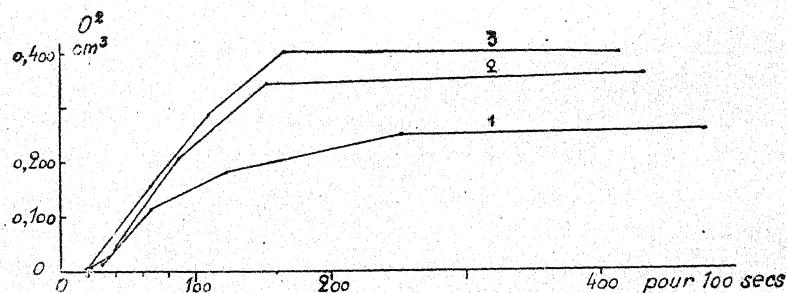


Fig. 24. — Courbes montrant l'intensité respiratoire de l'*H. triquetrum*, en fonction de l'imbibition (les trois expériences du tableau LVI).

sant les techniques indiquées plus haut, pour faire varier la teneur en eau des Mousses, on obtient des résultats

numériques qui peuvent être calculés en prenant comme unité de matière soit le gramme de Mousse, soit le gramme de matière sèche, soit le gramme d'eau, l'heure étant prise pour unité de temps.

Un gramme de Mousse à des teneurs en eau diverses comporte une masse de substance sèche et une masse d'eau variables. Pour rapporter à un élément réellement fixe, il est donc nécessaire de calculer les résultats obtenus soit par gramme sec, soit par gramme d'eau.

a. *Intensité respiratoire par gramme de matière sèche et par heure.* — Les résultats de trois expériences figurent dans le tableau suivant :

TABLEAU LVI

Expérience I. — Janvier 1923.					
Eau p. 100 secs	31,7	67,2	122	252	418
O ² consommé : cent. cube...	0,0115	0,0113	0,180	0,250	0,257
Expérience II. — Mars 1923.					
Eau p. 100 secs	22	35,4	88	159	432
O ² consommé : cent. cube....	0,008	0,028	0,208	0,344	0,360
Expérience III. — Mai 1923.					
Eau p. 100 secs	19	66,7	110	163	413
O ² consommé : cent. cube...	0,005	0,157	0,289	0,401	0,400

Dans chaque expérience, l'intensité des oxydations, trop faible pour être mesurable quand la teneur en eau est inférieure à 20 d'eau p. 100 secs, croît presque proportionnellement aux quantités d'eau ajoutées, entre l'imbibition de 20 et celle de 150 p. 100 secs. A ce moment, l'intensité respiratoire a sensiblement atteint son maximum et demeure égale à elle-même pour toutes les imbibitions supérieures.

b. *Intensité respiratoire par gramme d'eau contenu dans la Mousse.* — Les résultats de ces expériences, calculés par gramme d'eau et par heure, ont permis l'établissement du tableau LVII :

TABLEAU LVII

Expérience I. — Janvier 1923.					
Eau p. 100 secs	31,7	67,2	122	252	418
O ² consommé : cent. cube...	0,036	0,168	0,147	0,099	0,054
Expérience II. — Mars 1923.					
Eau p. 100 secs	22	35,4	88	153	432
O ² consommé : cent. cube...	0,036	0,079	0,236	0,225	0,083
Expérience III. — Mai 1923.					
Eau p. 100 secs	19	66,7	110	163	413
O ² consommé : cent. cube....	0,026	0,236	0,262	0,246	0,097

L'oxygène consommé par gramme d'eau, faible si la teneur en eau est faible, s'élève jusqu'à une valeur maxima lorsque la matière sèche et l'eau sont à peu près à poids égaux, c'est-à-dire pour une imbibition de 100 d'eau p. 100 secs. Pour des teneurs en eau supérieures, l'intensité respiratoire par gramme d'eau décroît par une pente moins rapide que la pente de montée qui conduit au maximum. Les valeurs de la partie moyenne de la courbe sont très sûres : l'erreur relative commise sur la teneur en eau de la Mousse est faible ; pour les deux extrémités de la courbe, il n'en est pas de même. Aux teneurs en eau faibles, c'est surtout l'intensité respiratoire qu'il est malaisé de déterminer ; aux teneurs en eau fortes, il est difficile de savoir si l'on doit compter l'eau qu'on ajoute comme faisant partie de la Mousse ou lui étant extérieure.

Nous avons vu qu'après centrifugation la teneur en eau de la Mousse, qui doit représenter à peu près l'eau réellement contenue dans la Mousse, est d'environ 200 p. 100secs. Les trois expériences montrent que l'oxygène consommé par gramme d'eau s'abaisse avant cette hydratation, puisque, passant de 67,2 à 112, de 88 à 153, de 110 à 163 d'eau p. 100 secs, on voit s'abaisser la consommation d'oxygène par gramme d'eau.

On est habitué à rapporter l'activité des êtres vivants au gramme sec. On se représente moins aisément ce que signifie le fait de rapporter au gramme d'eau : si, disposant de 1 gramme d'eau, on s'en sert pour hydrater uniformément un

certain poids de Mousse supposée parfaitement sèche, la quantité d'oxygène consommée par toute cette masse de Mousse sera très faible, si la masse est très grande ; elle sera faible encore si la masse est très petite et la Mousse très mouillée. Il y a, au contraire, parmi les valeurs intermédiaires, un certain poids de Mousse (peu différent de 1 gramme), pour lequel la quantité d'oxygène consommée sera maxima.

Si l'on examine ces résultats du point de vue de la physiologie générale, on est tenté d'attacher une importance au moins égale aux deux ordres de résultats. L'eau, constituant cellulaire commun à tous les êtres, formant la plus grande partie de leur masse, permettant par sa présence dans les tissus la manifestation des phénomènes vitaux, ne saurait être considérée comme moins importante, moins essentielle que la matière sèche, à laquelle on rapporte d'habitude les activités des organismes, quand on veut les comparer entre eux. Un gramme de matière sèche n'a point même composition d'un être à l'autre. Le gramme d'eau fournirait donc une base au moins aussi rationnelle au calcul de l'activité d'un organisme.

c. *Rendement hydrobiotique.* — Mais nous avons montré, M. le Professeur André MAYER et moi, comment c'est une tentative vaine de chercher à rapporter les activités d'un organisme à l'un quelconque ou à un ensemble de ses constituants, qui serait considéré comme « masse active ». En fait, la variation de concentration de l'un quelconque des éléments qui forment la matière vivante diminue ou augmente l'activité de l'ensemble. S'il est possible de supprimer ou d'ajouter, à une masse de matière vivante de constitution donnée, une unité de masse d'un de ses éléments, la variation d'activité qui s'ensuivra définira le rendement, dans cette matière vivante, de l'élément considéré. Physiologiquement, cette notion de rendement est la seule qui puisse correspondre aux faits : elle complète nécessairement la notion des équilibres protoplasmiques entre les constituants cellulaires. Nous en avons ailleurs étudié l'établissement à propos de l'eau pour l'*H. triquetrum* et défini, d'après les variations de la respiration en fonction de la teneur en eau, un

« rendement hydrobiotique » qui exprime l'efficacité de l'eau dans le phénomène respiratoire.

En théorie, l'incorporation d'un gramme d'eau à une masse infinie de Mousse d'une teneur en eau donnée augmente d'une quantité q l'oxygène consommé par cette masse. La valeur est différente suivant la teneur en eau déjà réalisée dans la Mousse.

En pratique, soit un lot de Mousses, d'une teneur en eau donnée et dont les oxydations sont telles qu'il y a absorption de x_1 centimètres cubes d'oxygène par heure. Faisons fixer par ce lot une masse de M grammes d'eau, telle qu'elle ne change que peu la teneur en eau. L'oxygène absorbé deviendra x_2 centimètres cubes par heure. La quantité $x_2 - x_1$ est le rendement de M grammes d'eau.

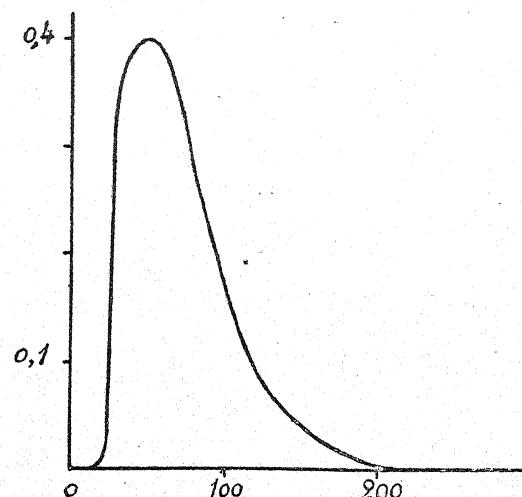


Fig. 25. — Le rendement hydrobiotique de la respiration, en fonction de la teneur en eau (en abscisses, eau p. 100 secs, en ordonnées, oxygène consommé par 1 gramme d'eau, pour la teneur en eau considérée).

Déterminé à la température de 14°, nul ou très faible pour les teneurs en eau inférieures à 20 d'eau pour 100 secs, le rendement hydrobiotique s'élève rapidement jusqu'à 0°,35 à 0°,40 pour la Mousse présentant une teneur en eau d'environ 50 p. 100 secs. A partir de cette teneur, il s'abaisse rapidement d'abord et s'annule sans doute au voisinage de 200 p. 100 secs.

$$\frac{x_2 - x_1}{M}$$
 est le rendement de 1 gramme d'eau.

Cette notion de rendement hydrobiotique présente un intérêt non seulement en Physiologie générale, mais aussi en Phy-

siologie comparée. Elle devrait permettre une comparaison des divers êtres. Pour les divers types biologiques, la courbe du rendement hydrobiotique présente peut-être une allure différente, maximum de rendement, teneur en eau correspondant au maximum et pentes des branches de courbe pouvant théoriquement être variables.

d. *Variation de l'intensité avec les états physiologiques.* — Les Mousses aux divers états de dessiccation présentent, suivant leur état physiologique, une variation d'intensité respiratoire, tout comme les Mousses saturées d'eau.

Si l'on suit pendant plusieurs jours les échanges gazeux d'un même lot, le fait apparaît nettement.

TABLEAU LVIII

Eau p. 100 secs.	Date.	Intensité respiratoire.	Quotient respiratoire.
129	Février 1 ^{er} et 2 ^e jours.	0,223	0,95
	3 ^e et 4 ^e —	0,163	0,90
	5 ^e et 6 ^e —	0,151	0,86
67,2	Janvier 1 ^{er} jour.	0,113	
	2 ^e et 3 ^e jours.	0,064	
	4 ^e et 5 ^e —	0,035	

De même, la comparaison des valeurs correspondant aux diverses époques de l'année dans les tableaux précédents montre la variation d'intensité, pour une même teneur en eau, avec l'état physiologique de la Mousse.

2. QUOTIENT RESPIRATOIRE. — La nature des échanges est-elle modifiée par la variation de teneur en eau.

Dans leurs mémoires, BASTIT et JÖNSSON concluaient : non.

Dans les recherches faites en collaboration avec M. le Professeur André MAYER, j'ai été amené à vérifier que leurs indications ne sont que partiellement exactes. Elles se vérifient, en effet, pour toutes les teneurs en eau un peu importantes. Elles sont toutefois susceptibles d'être précisées. De plus, les résultats sont tout différents, si l'on s'adresse à des Mousses de très faibles teneurs en eau.

Dans les cas où les teneurs en eau sont inférieures à 40 p. 100 secs, l'intensité des échanges respiratoires est devenue trop faible pour que des analyses eudiométriques, faites par les procédés courants, puissent donner des valeurs suffisamment sûres. Nous avons donc cherché, par divers procédés, à résoudre la question posée. Nous avons eu recours à deux méthodes indirectes en quelque sorte : méthode gravimétrique de HALDANE, méthode manométrique. Enfin, nous avons confirmé les indications dues à ces méthodes par une analyse eudiométrique perfectionnée.

a. *Résultats expérimentaux. — α. Méthode gravimétrique.* —

La méthode d'HALDANE consiste à déterminer directement, par fixation sur un absorbant taré, le poids de CO_2 dégagé par un être vivant et à déterminer indirectement le poids d'oxygène consommé pendant le même temps.

Au cours de l'expérience, l'être vivant perd un certain poids : on admet que ce poids se décompose en : 1^o, eau perdue, et 2^o, constituants du CO_2 dégagé : α , la totalité du poids de carbone ; β , une partie seulement de l'oxygène, variable avec le quotient respiratoire. La différence entre le poids du CO_2 dégagé et le poids (carbone + oxygène perdus par l'organisme) fait connaître l'oxygène consommé.

Le lot étudié est placé dans un flacon léger qui en permet la pesée à la balance CURIE. On fait traverser ce flacon, en fin d'expérience, par un courant d'air qui déplace l'atmosphère et amène le gaz du flacon dans des tubes à chlorure de calcium assurant la fixation de la vapeur d'eau, puis dans des tubes à chaux sodée retenant l'acide carbonique. La pesée des tubes avant et après l'expérience permet de déterminer les poids d'eau et d'acide carbonique dégagés ; la constance du poids de chacun des tubes témoins qui suivent les tubes absorbeurs établit l'exactitude du mode opératoire.

Enfin la pesée du flacon contenant les Mousses dont on détermine la masse dans le vide, ainsi que pour les tubes absorbeurs, donne avec rigueur la perte subie par les Mousses.

Pour que cette méthode soit correcte, il faut que les pesées dans le vide puissent être faites avec précision, c'est-à-dire qu'il faut connaître exactement la densité des poids utilisés

et la densité moyenne des divers objets, de nature hétérogène, soumis à la pesée. Cette dernière condition est assez difficile à remplir, aussi les résultats ne sont-ils pas absolument certains.

Je me contenterai de donner quelques-uns des résultats expérimentaux obtenus :

TABLEAU LIX

Expérience.	Teneur en eau.	Poids des Mousses.	Durée de l'expérience.	Quotient respiratoire.
I.....	19,7	16 ^{gr} ,289	225 heures.	4,26
II A	19	14 ^{gr} ,910	125 —	1,68
II B	19	15 ^{gr} ,205	142 —	2,14
II C	19	15 ^{gr} ,145	145 —	2,62
III.....	19	14 ^{gr} ,910	52 jours.	1,12

On voit que, dans tous les cas, le quotient respiratoire apparaît nettement supérieur à l'unité.

β. Méthode manométrique. — La méthode manométrique a été largement employée pour la détermination des quotients respiratoires, notamment depuis les travaux de BARCROFT en physiologie animale, de MOLLIARD, MAQUENNE et DEMOUSSY en physiologie végétale. Elle consiste à utiliser la variation de pression produite dans une enceinte fermée où respire un être vivant pour en déduire que le quotient respiratoire est inférieur, égal ou supérieur à l'unité. On peut même, en utilisant comparativement deux échantillons aussi identiques que possible, pour l'un desquels l'acide carbonique produit est absorbé, sitôt formé, par une solution de potasse, déterminer numériquement la valeur du quotient respiratoire.

Les appareils que nous avons utilisés sont identiques dans leurs formes à ceux qui ont été employés par MOLLIARD ou par MAQUENNE et DEMOUSSY. La lecture des niveaux du manomètre a été faite à l'aide d'un cathétomètre.

Les résultats expérimentaux sont les suivants :

Dans l'emploi de tubes manométriques sans potasse, nous avons trouvé d'ordinaire que la respiration produisait une dimi-

nution de pression pour des teneurs en eau supérieures à 80 p. 100 secs : que la pression demeurait constante pour des teneurs en eau de 60 à 80 p. 100 secs ; que la pression augmentait pour des teneurs en eau inférieures.

Les expériences manométriques avec absorption de l'acide carbonique par la potasse dans un tube témoin sont délicates, car il est nécessaire de faire choix d'une solution de potasse dont la tension de vapeur soit égale à celle de la Mousse. Dans ces conditions expérimentales, nous avons obtenu des quotients inférieurs ou égaux à l'unité pour des teneurs en eau supérieures à 80 p. 100 secs. Pour des teneurs comprises entre 80 et 60, le quotient est égal à 1 ou légèrement supérieur; enfin, au-dessous d'une certaine imbibition (60 p. 100 environ), les Mousses présentent un quotient respiratoire très supérieur à l'unité (8,3 et 9,5 par exemple pour 42,5 et 19 d'eau p. 100 secs). La méthode manométrique confirme donc les faits établis par la méthode d'HALDANE.

γ. *Méthode eudiométrique.* — Enfin l'utilisation d'une technique perfectionnée pour le recueil et l'analyse des gaz nous a permis la vérification de ces résultats par la méthode eudiométrique.

Les flacons dont l'atmosphère était soumise aux échanges respiratoires avaient un volume de 150 centimètres cubes

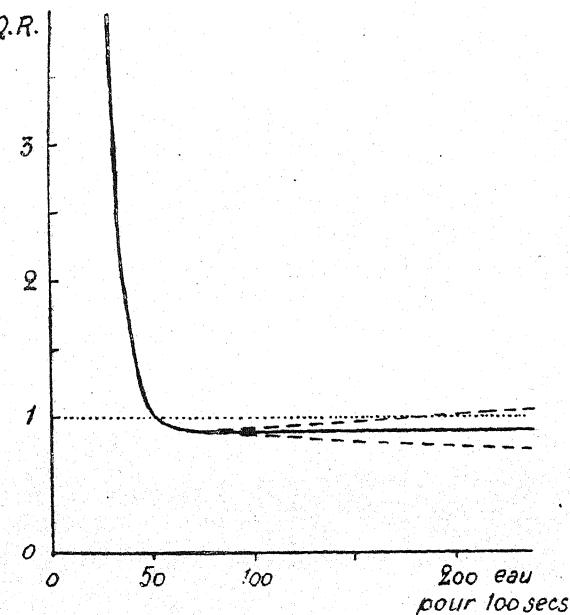


Fig. 26. — Variation du quotient respiratoire chez l'*H. triquetrum* en fonction de la teneur en eau.

environ, juste suffisant pour fournir au rinçage des espaces de l'eudiomètre et au remplissage de son mesureur. L'extraction totale et rapide des gaz était réalisée à l'aide d'une pompe à mercure accouplée à deux trompes de LANGMUIR à vapeurs de mercure. Le gaz extrait était, après mesure, analysé à l'aide de l'eudiomètre à comparateur thermobarométrique.

Les résultats expérimentaux concernant une expérience faite avec ce dispositif figurent dans le tableau ci-dessous :

TABLEAU LX

Numéro des échantillons.	Eau p. 100 secs.		Quotient respiratoire.
	Avant l'extraction.	Après l'extraction.	
I.....	68,5	44,5	0,935
II.....	56,2	38	0,92
III.....	29,3	25,5	1,48
IV.....	27,3	20	4
V.....	27,4	21,2	6,9

La méthode eudiométrique permet donc une vérification directe des faits établis par les deux autres méthodes.

En résumé, les quotients respiratoires des Mousses, variables suivant l'état physiologique tant qu'elles sont saturées d'eau, sont voisins de 0,9 entre 100 et 150 d'eau p. 100 secs ; ils s'élèvent pour atteindre l'unité pour 50 et 60 d'eau et deviennent nettement et parfois très fortement supérieurs à 1 pour les teneurs en eau inférieures, paraissant alors d'autant plus élevés que la dessiccation est plus poussée.

b. *Analyse de ces phénomènes.* — Quelle est l'origine de l'acide carbonique ainsi dégagé ? S'agit-il d'acide carbonique existant dans la Mousse à l'état humide et qui se dégagerait au cours de la dessiccation ? S'il en était ainsi, on devrait pouvoir extraire de la Mousse humide une quantité de CO₂ correspondant à celle qui se dégage en excès sur l'oxygène consommé, après la dessiccation. Malgré la difficulté qu'il y a, à défalquer de l'acide carbonique extrait celui qui correspond aux échanges respiratoires réalisés soit dans l'air, soit dans le vide, pendant le temps de l'extraction,

nous avons trouvé la quantité extraite de la Mousse fraîche inférieure à celle que la Mousse dégage dans les vingt-quatre heures qui suivent sa dessiccation.

Serait-ce au cours de la dessiccation que de l'acide carbonique s'est accumulé dans la Mousse ? Des expériences comportant une dessiccation plus ou moins rapide ont établi que le quotient respiratoire pour l'ensemble de la dessiccation est très voisin de l'unité, même si l'expérience est courte.

Enfin peut-on, après dessiccation, retrouver du CO₂ accumulé dans les Mousses ? Nous en avons tenté l'extraction, soit par le vide, soit en faisant agir sur les Mousses desséchées une solution d'acide chlorhydrique à 10 p. 100. Les quantités extraites par les deux procédés sont très faibles.

Donc, l'acide carbonique qui se dégage de la Mousse desséchée ne peut être ni de l'acide carbonique contenu dans la Mousse humide, dont l'intensité respiratoire est à son maximum, ni de l'acide carbonique accumulé au cours de sa dessiccation. Il est bien le résultat d'un phénomène respiratoire : la Mousse sèche rend à l'atmosphère beaucoup plus d'acide carbonique qu'elle ne lui prend d'oxygène. Elle présente une respiration anaérobie et, en effet, la quantité de CO₂ qu'elle dégage, à 25 d'eau p. 100 secs, par gramme sec-heure, dans le vide (0^{cc},0055) est à peu près la même que celle qu'un échantillon témoin dégage dans l'air (0^{cc},0059). Chez l'*H. triquetrum*, l'anhydrobiose s'accompagne d'anaérobiose.

D. Les phénomènes respiratoires comme témoins de la reviviscence. — La reviviscence constitue le trait particulier le plus saillant de la biologie de la Mousse. Les variations de la respiration, considérablement diminuée par la dessiccation, peuvent servir de témoin de la reviviscence présentée par la Mousse. Cette reviviscence est-elle parfaite ? Après réhydratation, la Mousse retrouve-t-elle l'intensité respiratoire qu'elle avait avant la dessiccation ?

1. POUR UN TEMPS TRÈS COURT. — On constitue, après saturation par l'eau pendant une heure et essorage à la main, un lot de 10 grammes de Mousses (354 d'eau p. 100 secs), comprenant uniquement la partie développée

depuis l'hiver, dont tous les éléments sont, par suite, parfaitement vivants ; une expérience de vingt-quatre heures permet de déterminer l'intensité respiratoire : 0^{cc},485 d'oxygène consommé par gramme sec et par heure à la température du laboratoire (18° environ comme pour les expériences suivantes).

On procède à une dessiccation rapide du lot qui est amené à une teneur de 22 d'eau p. 100 secs ; l'intensité respiratoire moyenne pour trois jours est alors de 0^{cc},09 d'oxygène consommé par gramme sec et par heure. Enfin, après un nouveau séjour dans l'eau, amenant la teneur en eau à 380 d'eau p. 100 secs, l'intensité respiratoire remonte à 0^{cc},475 d'oxygène consommé par gramme sec et par heure. On voit que, pratiquement, on revient après une hydratation nouvelle à la valeur primitive des oxydations. Les imbibitions de 354 et 380 sont toutes deux dans la zone où l'oxydation par gramme sec a atteint sa valeur la plus forte : cette valeur est la même avant et après la dessiccation.

2. POUR DE LONGUES DURÉES. — *a.* On dispose donc là d'un moyen de mesurer en quelque sorte la résistance à la dessiccation, et d'une façon plus précise qu'il n'est coutume de le faire. IRMSCHER, dans ses recherches sur la résistance à la dessiccation et à l'action du froid a utilisé, surtout comme contrôle de l'état de vie, la possibilité de déterminer la plasmolyse à l'aide d'une solution de nitrate de potasse de concentration de 5 à 10 p. 100. Par ce procédé, il a pu montrer que l'*H. triquetrum* séché à l'air présentait encore, après neuf semaines de dessiccation, des groupes de cellules vivantes et plasmolysables. Après dessiccation par l'acide sulfurique, le même résultat était encore atteint au plus après six semaines. Le plus souvent même, les tests de résistance contre la dessiccation sont moins précis encore et visent simplement la faculté conservée par certaines cellules de croître et de redonner naissance à une plante feuillée, ou même simplement à de nouveaux bourgeons. C'est de cette faculté que traite la seconde partie du travail d'IRMSCHER. Tandis que les cellules des feuilles sont,

d'après lui, rapidement tuées par la dessiccation, les cellules des tiges résistent plus longtemps et, pour l'*H. triquetrum*, après trois mois de dessiccation, on peut assister au développement de nouveaux bourgeons. Il s'agit là, d'ailleurs, surtout des bourgeons dormants portés par la tige. C'est cette même faculté de régénération d'une plante feuillée qui a été envisagée par MAHEU, qui a signalé la régénération du *Barbula muralis* après quatorze ans de sécheresse.

b. La comparaison de l'intensité respiratoire, au bout de temps de dessiccation plus ou moins longs, donne, par suite, des résultats intéressants. L'expérience par laquelle nous avons établi plus haut le retour à l'intensité respiratoire primitive, après une dessiccation très courte, comportait une seconde partie. Une masse de Mousses analogue à celle de la première expérience a été conservée pendant vingt-cinq jours à l'état sec (19,3 d'eau p. 100 secs en fin d'expérience). L'intensité respiratoire, au bout de vingt-cinq jours, est, pour cette teneur en eau, 0^{cc},002 d'oxygène consommé par gramme sec et par heure. Le lot de Mousses est ensuite réimbibé et présente une teneur en eau de 324 d'eau p. 100 secs. L'intensité respiratoire est alors de 0^{cc},400 d'oxygène par gramme sec et par heure. Après réhydratation, l'intensité des oxydations diffère de moins d'un cinquième de sa valeur primitive.

Il s'agissait là d'un temps de dessiccation relativement court encore et analogue à ce que sont, dans la nature, les périodes de sécheresse un peu longues. J'ai fait un certain nombre d'essais systématiques portant sur des temps longs pour déterminer, en employant la respiration comme test, la résistance de l'*H. triquetrum* à la dessiccation.

Expérience I. — Des Mousses recueillies à Meudon, le 19 juin, présentent une teneur en eau de 410 p. 100 secs. Leur intensité respiratoire se traduit par absorption de 0^{cc},400 d'oxygène. Le lot de Mousses est alors desséché et amené à une teneur en eau de 18 p. 100 secs. Le 2 octobre, c'est-à-dire après cent cinq jours de dessiccation, les Mousses sont réimbibées par séjour dans l'eau de source. Leur teneur en eau ne s'élève qu'à 290 p. 100 secs ; l'oxygène absorbé est 0^{cc},131, soit 32,8 p. 100 de la quantité primitive.

Expérience II. — Des Mousses recueillies le 1^{er} juin à Montbéliard présentent, le 3 juin, après imbibition de une heure dans l'eau, une teneur en eau de 380 p. 100 secs. L'oxygène consommé par gramme sec est de 0^{cc},410 ; les Mousses sont conservées à sec du 1^{er} juin jusqu'au 29 juin ; leur teneur en eau était de 20,5 p. 100 : elle devient, après imbibition, 293 p. 100 secs : l'oxygène consommé est 0^{cc},334 par gramme sec, soit 91,5 p. 100 de la quantité primitive. Le reste du lot est conservé sec jusqu'au 3 octobre. Sa teneur en eau est alors 19,5 p. 100 secs. Réimbibé, il renferme 253 d'eau p. 100 secs et absorbe 0^{cc},093 d'oxygène par gramme sec, soit 22,5 p. 100 de la quantité primitive.

Expérience III. — Un lot de Mousses recueillies à Montbéliard le 15 avril présente le 17, après réimbibition, une teneur en eau de 392 p. 100 secs et une consommation d'oxygène de 0^{cc},380 par gramme sec. Il est desséché et conservé jusqu'au 1^{er} octobre, où sa teneur en eau est 18,5 p. 100 secs. Il n'absorbe pour deux heures de séjour dans l'eau de source que 240 d'eau p. 100 secs. Son intensité respiratoire correspond à une absorption de 0^{cc},066 d'oxygène par gramme sec, soit 17 p. 100 de la quantité primitive.

Puisque les oxydations semblent exprimer fidèlement l'intensité de la vie des organismes, il est vraisemblable que la diminution de leur intensité chez l'*H. triquetrum* conservé sec traduit non seulement l'apparence observée par IRMSCHER, la mort inégalement rapide des diverses plages cellulaires, mais encore une diminution de la vitalité analogue à celle qui se marque dans la variation saisonnière de l'intensité respiratoire des Mousses. Quoi qu'il en soit, la reviviscence n'apparaît comme absolue que pour un temps relativement court.

c. Enfin on peut se demander ce que devient le *quotient respiratoire*, lorsque les Mousses ont été conservées à l'état sec pendant un temps prolongé. En parallèle avec les résultats précédents, on peut mettre ceux qui concernent la variation du quotient respiratoire dans les mêmes expériences :

Expérience I. — Les Mousses recueillies à Meudon, le 19 juin, présentaient un quotient de 0,98 pour une teneur en eau de 410 p. 100 secs. Le 2 octobre, tandis que l'intensité respi-

ratoire, au maximum d'imbibition (290 p. 100 secs), s'est abaissée à 32,8 p. 100, le quotient respiratoire est 0,625.

Expérience II. — Des Mousses recueillies le 1^{er} juin à Montbéliard présentent alors un quotient respiratoire de 0,95. Après conservation à sec, la partie réimbibée le 29 juin a un quotient respiratoire de 0,84. Une autre partie réimbibée le 3 octobre a pour quotient 0,65.

Expérience III. — Des Mousses recueillies à Montbéliard, le 15 avril, ont un quotient de 0,90. Conservées sèches jusqu'au 1^{er} octobre, elles présentent alors, après hydratation, un quotient de 0,68.

On voit que, pour des Mousses desséchées puis réimbibées, le quotient respiratoire s'abaisse avec le temps ; la valeur limite est comprise entre 0,6 et 0,7 : elle est indépendante de l'intensité respiratoire que présente le lot considéré. Enfin, la valeur de ce quotient semble indiquer qu'on a affaire à des combustions de nature particulière. On peut imaginer qu'il s'agit ici de matières grasses que l'analyse chimique et l'emploi de réactifs microchimiques mettent en évidence dans la Mousse.

CONCLUSION. — Ainsi la respiration est directement sous la dépendance des teneurs en eau, dans son intensité d'abord, dans sa nature ensuite. Les phénomènes respiratoires semblent changer de nature quand la teneur en eau s'abaisse ; il est possible que la respiration aérobie, normalement plus apparente, laisse voir alors une respiration anaérobiose toujours présente dans les tissus vivants, mais beaucoup moins importante quantitativement. Enfin la respiration fournit un test essentiel dans l'étude de la reviviscence de la Mousse.

CHAPITRE II

L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE DE L'*HYPNUM TRIQUETRUM*. — SA VARIATION EN FONCTION DE LA TENEUR EN EAU

Il existe un certain nombre d'études, en particulier de BASTIT et de JÖNSSON, sur l'assimilation chlorophyllienne des Muscinées. Ce dernier auteur a fait sur ce sujet une étude analogue à celle qu'il avait faite sur la respiration. Il était intéressant de vérifier les résultats et de rechercher dans le détail, à propos de l'*H. triquetrum*, les caractères de l'assimilation chlorophyllienne et leur modification sous l'influence de la variation de teneur en eau.

A. Technique. — Les expériences sont impossibles à réaliser dans des conditions analogues aux conditions naturelles. Il faudrait que la source lumineuse fût la lumière solaire, car les lumières artificielles ne présentent pas un spectre identique au spectre solaire, et l'emploi des filtres compensateurs rend impraticables les recherches, pourtant indispensables, aux fortes intensités lumineuses. Il faudrait qu'il n'y eût point de verre ou de glace interposés, car ils absorbent inégalement les diverses radiations et créent, du fait de leur présence, des conditions absolument artificielles : atmosphère très chaude, saturée de vapeur d'eau, où les Mousses n'abandonnent point leur eau avec la même rapidité que dans la nature. Il faudrait, enfin, que la teneur en CO₂ autour des Mousses ne soit guère supérieure à celle de l'air atmosphérique.

Et, d'autre part, les nécessités expérimentales sont tout autres : il faut une intensité lumineuse fixe et réglable : c'est-à-dire la lumière artificielle. Pour que les analyses soient relativement aisées et précises, il faut utiliser la méthode du

confinement, impliquant l'emploi d'une atmosphère immobile, et par suite pouvant s'échauffer, beaucoup plus chargée en CO₂ que l'air atmosphérique.

On peut pallier à certains de ces inconvénients par l'emploi d'une technique appropriée. Malgré tout, les résultats obtenus sont moins immédiatement applicables à ce qui se passe dans la nature, moins rigoureusement biologiques que ceux de l'étude sur la respiration.

1. TEMPÉRATURE. — Les Mousses sont placées dans des flacons à faces planes disposés suivant le plan médian d'un aquarium jouant le rôle de thermostat. La masse d'eau qu'il contient se trouverait, avec les éclairages intenses, échauffée de 15° à 20° par rapport à la température du laboratoire. Aussi empêche-t-on les élévations de température en faisant traverser l'aquarium par un courant continu d'eau de source. L'arrivée d'eau se fait par le moyen d'une canalisation de plomb disposée dans le fond de l'aquarium, le long de ses parois et percée d'un grand nombre de petits trous régulièrement répartis. De la sorte, la température de l'eau est sensiblement homogène ; elle n'est point fixe, mais varie peu (au maximum 2°) pendant le cours d'une expérience. La température du gaz des flacons peut être déterminée à un moment donné avec une approximation de 1 à 2 dixièmes de degré.

2. ÉCLAIRAGE. — L'éclairage est produit au moyen de rampes de lampes électriques qu'on dispose sur les côtés de l'aquarium. Elles comprennent soit deux séries de 4 lampes de 50, 100 ou 200 bougies, soit deux séries de 3 lampes de 1 200 bougies. L'éclairage utilisé paraît donc considérable, surtout si l'on pense qu'il s'agit de plantes vivant dans les bois. Mais il faut tenir compte de l'absorption réalisée par les glaces de l'aquarium, la masse d'eau que traversent les rayons lumineux, la paroi du flacon. La lumière qui parvient aux Mousses n'est ni dans sa composition, ni dans son intensité, comparable à la lumière solaire. On a eu recours à des intensités lumineuses diverses dans le but seulement de les comparer entre elles. Elles donnent toutefois l'impression de lumière très intense, atteignant, pour les plus fortes, l'ordre de grandeur de la lumière solaire directe.

3. DENSITÉ DE CHARGEMENT. — Malgré la forme des flacons utilisés, au delà d'une certaine masse de Mousses, la lumière n'atteint pas également tous les brins. J'ai déterminé expérimentalement la densité maxima qui donnait, pour l'assimilation rapportée au gramme de substance sèche, sa valeur maxima. Voici par exemple les résultats obtenus :

TABLEAU LXI

Densité de chargement gramme humide par flacon.	CO ₂ absorbé.	O ₂ dégagé.
1 gramme	0,571	0,580
1 —	0,525	0,512
2,5 grammes.....	0,545	0,560
2, —	0,361	0,387
3 —	0,356	0,377

On voit que, si l'on élimine les petites différences dues à l'échantillonnage, les trois premiers lots assimilent également par gramme de Mousse ; les deux derniers présentent une intensité moindre. J'ai donc adopté en général, comme densité de chargement par flacon, 2 grammes de Mousse humide, essorée à la main. C'est ainsi qu'on pouvait, en utilisant toute la surface assimilante de la Mousse, obtenir une plus grande variation de la composition gazeuse de l'atmosphère en un même temps.

Il faut, en effet, que les expériences ne soient pas trop prolongées : d'une part, lorsque les Mousses sont saturées d'eau, un éclairement trop long avec de fortes intensités lumineuses détermine l'altération de la chlorophylle ; d'autre part, la répartition de l'eau dans les Mousses change avec l'éclairement : que la chloro-vaporisation existe comme fonction physiologique ou que ce soit simplement une action physique de l'éclairement, de l'eau est libérée dans l'atmosphère et se recondense sur les parois du flacon : la partie des brins de Mousse au contact du verre se trouve maintenir ainsi une quantité d'eau considérable, tandis que, à l'intérieur, les brins se dessèchent partiellement. Si même il s'agit de Mousses de

teneur en eau faible, et par suite de tension de vapeur faible, l'action de la lumière a bientôt fait d'augmenter la tension de vapeur dans l'atmosphère, et de l'eau se condense sur les parois. On assiste donc, dans tous les cas, à une modification de teneur en eau qui nécessite que les expériences ne durent pas trop.

4. CALCUL DE L'INTENSITÉ DE L'ASSIMILATION. — Des flacons témoins contenant des échantillons de Mousses préparés comme ceux en expérience sont placés dans la même cuve dans une boîte à parois opaques et permettent de connaître l'intensité respiratoire pendant le temps de l'expérience. Il est en effet nécessaire, dans le calcul de l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne, de tenir compte des échanges de nature inverse dus à la respiration.

Il n'existe pas de procédé permettant de déterminer simultanément l'intensité de la respiration et de l'assimilation pour le même échantillon. On a coutume de considérer que tout se passe comme si l'intensité respiratoire n'était pas modifiée du fait de l'assimilation. On fait la somme algébrique des échanges réels d'un lot assimilant A et des échanges respiratoires d'un lot témoin B, identiques, maintenus à l'obscurité. On ajoute donc, par exemple, au volume d'acide carbonique effectivement absorbé par A, celui qui, dans l'expérience témoin où les Mousses sont à l'obscurité, est dégagé par B. On fait de même pour l'oxygène dégagé dans le flacon A : on ajoute le volume de l'oxygène absorbé dans le flacon témoin.

Est-on fondé à opérer ainsi ?

Déterminer la valeur absolue de l'assimilation, si son existence entraîne corrélativement une augmentation presque égale de la respiration, n'a qu'un but théorique. Ce qui pratiquement présente une importance physiologique, c'est le type des échanges que révèlent les analyses, c'est-à-dire l'excédent de l'assimilation par rapport à la respiration. Nous pouvons donc, à défaut d'une valeur exacte, calculer conventionnellement l'intensité du phénomène assimilatoire, en supposant que la respiration demeure égale à celle d'un témoin.

5. COMPARAISON DE LA RESPIRATION AVANT ET APRÈS ASSIMILATION. — Mais nous pourrions déjà avoir une précision plus

grande en comparant l'intensité de la respiration pour l'échantillon mis en expérience, avant et après assimilation. On pourrait alors imaginer qu'il y a, pendant l'assimilation, variation régulière de l'une à l'autre de ces deux valeurs.

Voici les résultats d'une telle expérience portant sur 1 gramme de Mousse saturée d'eau, l'éclairage étant fourni par les lampes de 200 bougies.

Centimètres cubes d' O_2 par
gramme sec et par heure.

Intensité respiratoire :

Avant assimilation.....	0,423
Après 3 h. 30 d'assimilation.....	0,330

Même expérience sur une quantité de Mousses plus forte (2 grammes), l'assimilation durant 7 h. 30.

Centimètres cubes d' O_2 par
gramme sec et par heure.

Avant assimilation.....	0,354
Après —	0,392

De même encore après assimilation pendant huit heures en présence de lampes de 50 bougies, l'intensité respiratoire apparaît assez considérablement augmentée. L'expérience porte sur trois lots dont les échanges respiratoires sont en centimètres cubes d'oxygène consommé par gramme sec et par heure :

Avant assimilation.....	0,315	0,334	0,330
Après —	0,454	0,486	0,448

Ainsi, pour les trois lots, l'augmentation de l'intensité respiratoire est presque moitié de la valeur primitive.

Si donc le temps d'assimilation est suffisamment prolongé, l'intensité respiratoire peut, de son fait, se trouver élevée d'une quantité appréciable. L'effet est d'ailleurs d'autant plus considérable que le lot même, conservé à l'obscurité, fût allé diminuant d'intensité respiratoire. Il doit donc toujours y avoir, du fait de l'assimilation, et même lorsqu'elle n'est pas apparente, une augmentation de la respiration. On pouvait d'ailleurs, *a priori*, s'attendre à cette augmentation,

puisque l'assimilation modifie l'état physiologique de la Mousse.

Mais les faits ne sont pas aussi simples que le ferait croire cet exposé: si, en effet, reprenant les lots de Mousses de l'expérience précédente, nous recommençons, pendant de nouvelles périodes successives de six à huit heures, à les soumettre à l'action de la lumière, nous allons voir baisser à nouveau l'intensité respiratoire déterminée pendant les seize à dix-huit heures qui séparent les périodes d'éclairement :

3 ^e période	0,278	0,278	»
4 ^e —	0,278	0,312	0,268

Ainsi l'excitation donnée à la respiration par l'assimilation chlorophyllienne manifestée après une première période d'assimilation semble de courte durée seulement.

Nous avons abordé cette question du rapport entre la respiration avant et après assimilation, parce qu'elle pouvait fonder une hypothèse sur l'intensité respiratoire pendant l'assimilation. On voit que ce rapport doit être variable suivant le lot considéré et son état physiologique primitif, le temps et l'intensité de l'éclairement. Pour être renseigné sur la grandeur de ce rapport, il faudrait, dans chaque cas, une détermination de la respiration avant et après assimilation. C'est impossible, car ce serait multiplier à l'infini les expériences, les étaler sur un temps considérable. Il faut se borner à connaître à peu près l'importance de la respiration par l'étude d'un lot témoin.

B. Étude préalable de l'assimilation chlorophyllienne chez les Mousses saturées d'eau. — 1. DIFFICULTÉ DES RECHERCHES SUR L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE. — On considère d'ordinaire l'assimilation chlorophyllienne comme une fonction végétale fixe en quelque sorte. Étant donné 1 gramme de substance sèche à son maximum d'imbibition, une teneur en CO₂ de l'atmosphère, une intensité lumineuse fixe, on est tenté de supposer qu'en un temps donné les quantités de CO₂ absorbé et d'O₂ dégagé du fait de la photosynthèse seront constantes. Il n'en est rien ; l'intensité

de l'assimilation chlorophyllienne varie avec l'état physiologique de la plante.

Des lots de Mousses sont placés en présence de lampes de 200 bougies dans des atmosphères où la concentration du CO₂ est au départ de 4 à 5 p. 100 environ. L'expérience est commencée aussitôt les Mousses rapportées au laboratoire et triées. Pendant une semaine chaque jour, on extrait le gaz contenu dans les flacons et procède à un rechargement. Les résultats de l'expérience sont traduits dans le tableau ci-dessous, exprimant les intensités respiratoires et assimilatoires calculées en centimètres cubes d'oxygène consommé ou dégagé par gramme sec et par heure. Chaque expérience est faite sur deux lots de Mousses saturées d'eau ; la respiration porte sur un seul lot.

TABLEAU LXII

Temps.	Respiration.	Assimilation.	
		Lot I.	Lot II.
1 jour	— 0,300	+ 1,580	+ 1,160
2 jours.....	" 0,224	+ 0,650	+ 0,900
3 —	— 0,216	+ 0,536	+ 0,627
4 —	"	+ 0,379	+ 0,620
5 —	"	+ 0,337	+ 0,625

Ainsi l'intensité de l'assimilation décroît progressivement au cours de la semaine. Ce n'est pas simplement le résultat d'un calcul où les différences s'expliqueraient par l'introduction de quantités variables correspondant aux échanges respiratoires. C'est ainsi que, pour des temps sensiblement égaux, les quantités d'oxygène dégagé révélées par la différence entre l'analyse des échantillons du gaz dont les flacons sont chargés et l'analyse du gaz après assimilation sont de :

$$\begin{aligned}
 & + 4,33 ; + 3,00 ; + 1,99 ; + 1,93 ; + 1,97 \\
 & + 5,44 ; + 1,49 ; + 1,31 ; + 0,65 ; + 0,49
 \end{aligned}$$

Une variation semblable s'explique si l'on imagine que l'accumulation dans la cellule des produits de synthèse, dus à

l'assimilation, diminue l'intensité de celle-ci. L'analogie avec les réactions chimiques limitées par l'accumulation d'un des produits de réaction est frappante. Pour les plantes chez lesquelles les produits de synthèse sont immédiatement mis en réserve sous la forme d'amidon par exemple, une telle limitation n'est pas nécessaire ; elle a lieu pourtant, et l'assimilation cesse quand les réserves atteignent jusqu'à 30 p. 100 du poids sec, comme l'ont montré SAPOSCHNIKOFF, EWART, MÜLLER ; elle est logique ici, puisque les produits de synthèse paraissent demeurer chez l'*H. triquetrum* sous la forme soluble, et surtout sous forme de saccharose (MASON), jusqu'à ce que sans doute ils entrent dans la constitution des membranes ; celles-ci peuvent, en effet, constituer l'une des formes de réserve des hydrates de carbone dus à l'assimilation. L'intensité considérable de l'assimilation, reconnue au début de l'expérience, correspondrait ainsi à une sorte de faim de la plante, presque privée des produits de synthèse élaborés dans une précédente période d'assimilation.

Nous retrouvons donc une hypothèse comparable à celle qui expliquait la variation d'intensité de la respiration. Il y a en effet une analogie entre les deux phénomènes. Mais ici la variation est, d'une part, beaucoup plus importante : au cours d'une expérience, l'intensité s'abaisse de 1,58 à 0,33, c'est-à-dire au cinquième de sa valeur primitive ; d'autre part, beaucoup plus rapide : du premier au second jour, l'intensité de l'assimilation tombe de plus de moitié.

Sil'hypothèse précédemment formulée est exacte et si, dans la nature, la plante se trouve soumise à de semblables variations de son activité assimilatrice, on voit qu'il y aurait en somme deux caractéristiques de l'assimilation chlorophyllienne correspondant à une période donnée de l'année par exemple : une intensité maxima pour la plante affamée, une intensité minima pour la plante surchargée des produits d'assimilation. Pratiquement, une étude comparable à celle qui vient d'être faite pour la respiration ne saurait être réalisée qu'après un grand nombre de déterminations.

Enfin, au point de vue expérimental, il apparaît qu'il y a lieu d'apporter la plus grande attention au type des expé-

riences : il faut que l'expérimentation porte sur des lots qui se trouvent dans le même état physiologique, c'est-à-dire qui auront été recueillis en même temps, au même endroit et préparés dans les mêmes conditions. De plus, l'expérience précédente a montré que ce sont les premières heures pendant lesquelles l'assimilation, beaucoup plus intense, varie surtout ; il est donc préférable, pour éliminer ces variations, de prendre soin de faire assimiler les Mousses pendant une vingtaine d'heures à une lumière moyenne avant de commencer les expériences.

2. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX. — a. *Nature des échanges.*

— Le grand nombre de résultats que nous avons obtenus montre que l'assimilation chlorophyllienne implique une absorption d'acide carbonique égale au dégagement d'oxygène. Par exemple, dans l'expérience précédente, à 1^{cc},58 d'O² dégagé par gramme sec et par heure correspond 1^{cc},57 de CO² absorbé ; à 1,16 (O²) correspond 1,17 (CO²). Les chiffres ne concordent pas toujours aussi rigoureusement, mais les écarts, en plus ou en moins, trahissent sans doute des erreurs d'expérience (sauf pour le cas où, l'intensité lumineuse étant très forte, l'oxygène dégagé est inférieur à l'acide carbonique absorbé : photoxydation).

b. *Variation en fonction de l'intensité lumineuse.* — Plusieurs expériences ont été faites en utilisant un même lot de Mousses exposé, pendant des journées successives, à la lumière des lampes de 50, 100 puis 200 bougies. Les quantités d'oxygène absorbées ont été, par exemple, pour un même lot, en présence successivement des lampes de :

50 bougies,	+	0,163
100 —	+	0,278
200 —	+	0,317

D'un jour au lendemain, les Mousses demeuraient à l'obscurité ; l'état physiologique n'était donc pas exactement comparable. Il semble que l'intensité de l'assimilation augmente avec l'intensité lumineuse utilisée. Le maximum ne serait pas encore atteint avec l'éclairage précédent.

Une autre expérience, faite sur un type un peu différent,

montre que l'augmentation de l'intensité lumineuse au delà de l'intensité déjà réalisée ne détermine pas une augmentation de l'assimilation. Des lots de Mousses placés à l'éclairage des 200 bougies pendant quarante heures dans une atmosphère renouvelée par un courant continu dégagent, dans une expérience de quatre heures à la même lumière, respectivement : 0^{cc},600 et 0^{cc},660 de O² par gramme sec et par heure.

Dans une expérience de quatre heures qui suit immédiatement et où l'éclairage est fourni par 6 lampes de 1 200 bougies, les dégagements sont 0,496 et 0,653. Il y aurait donc plutôt une légère diminution par rapport à l'assimilation précédente. S'il existe pour l'assimilation de l'*H. triquetrum* un optimum d'intensité lumineuse, il est vraisemblablement assez peu net et se trouve au voisinage des deux derniers types d'éclairage indiqués. J'ai donc utilisé surtout l'éclairage fourni par les lampes de 200 bougies.

Il n'en est pas de même pour toutes les Mousses. Pour le *Mnium undulatum* par exemple, voici les résultats obtenus dans une expérience analogue (2 lots) :

TABLEAU LXIII

1.	Lampes de 1 200 bougies	(6 h.)	+ 0,602 et + 0,337
2.	— 50 —	(15 h.)	+ 0,439 et + 0,362
3.	— 200 —	(9 h.)	+ 0,960 et + 1,024
4.	— 1 200 —	(15 h.)	" + 0,341
5.	— 50 —	(8 h.)	+ 0,168 et + 0,240
6.	— 200 —	(15 h.)	+ 0,220 et + 0,214

L'assimilation produite avec le même éclairement n'est pas constante : l'assimilation dépend de l'état physiologique. En particulier l'utilisation des lampes de 1 200 bougies pendant quinze heures (en 4) semble avoir lésé le protoplasme : les valeurs de l'assimilation deviennent ensuite beaucoup plus faibles.

Quand on passe des lampes de 50 bougies à celles de 200 bougies, on a d'abord une augmentation considérable, qui établit que l'optimum doit être voisin de l'éclairage fourni

par les 200 bougies. L'intensité lumineuse fournie par les 1 200 bougies (4) est nettement trop forte : après un maximum obtenu avec les 200 bougies, on a une diminution de l'assimilation en augmentant l'intensité lumineuse, comme dans les expériences de REINKE et de LUBIMENKO.

Une telle différence est en relation avec les caractères biologiques des deux espèces : l'*H. triquetrum* croissant dans des stations beaucoup plus éclairées est appelé à utiliser des éclairages plus intenses que le *Mnium undulatum*, qui est nettement une forme d'ombre : en ce qui concerne l'assimilation, les différences d'adaptation qui séparent les diverses espèces peuvent être des différences physiologiques. La même adaptation peut se retrouver, comme l'a montré Rosé à propos de quelques plantes supérieures, chez les formes de lumière et d'ombre d'une même espèce. S'il ne semble pas y avoir une adaptation physiologique des êtres en ce qui concerne la respiration, il y en a une, au contraire, pour les phénomènes d'assimilation.

c. *Variation en fonction de la teneur en CO₂*. — Pour que les expériences soient faites dans les conditions les plus commodes, il fallait que la concentration en CO₂ puisse être poussée jusqu'à 5 p. 100 dans l'atmosphère confinée où demeuraient les Mousses. J'ai comparé l'intensité de l'assimilation en présence de 1 p. 100 et 5 p. 100 de CO₂, pour deux échantillons différents appartenant au même lot de Mousses.

TABLEAU LXIV

Teneur en CO ₂ .	Oxygène.	
	consommé (respiration).	dégagé (assimilation).
1,299	— 0,319	+ 0,998
4,937	— 0,325	+ 0,955

Ainsi, dans les limites de cette expérience, la teneur en CO₂ n'influe pas sur l'intensité de l'assimilation.

d. *Variation en fonction de la température*. — Des lots de Mousses au maximum de teneur en eau, soumis à l'éclairage

des lampes de 200 bougies, se trouvent d'abord à la température de 14°, puis dans une seconde expérience à celle de 24° ; enfin, dans une troisième, elles sont ramenées à 14° (la température est réglée dans la cuve par la vitesse du courant d'eau destiné à empêcher l'échauffement).

TABLEAU LXV

Température.	Oxygène	
	consommé (respiration).	dégagé (assimilation).
14° ...	— 0,226 et — 0,206	+ 0,826 et + 0,572
24° ...	— 0,663 et — 0,548	+ 0,776 et + 0,506
14° ...	— 0,184 et — 0,184	+ 0,267 et + 0,189

A partir de la seconde expérience, les Mousses sont très nettement jaunies. L'éclairage des lampes de 200 bougies, toléré par elles à 14° pendant un temps considérable, détermine très rapidement à 24° une altération de la chlorophylle.

L'influence excitante exercée par la température sur la respiration semble donc beaucoup plus considérable que celle qu'elle présente sur l'assimilation. L'intensité respiratoire est multipliée par 2,8 quand la température passe de 14° à 24°. L'assimilation est plus faible à cette nouvelle température qu'à la première. Là encore, l'état physiologique de la Mousse n'est pas identique dans les deux cas, mais on peut montrer que c'est bien directement l'action de la température et non celle d'un état physiologique particulier qui se manifeste ici ; à 24°, l'intensité de la respiration était plus forte que celle de l'assimilation ; dans la troisième période, à 14°, l'ordre des deux activités s'inverse. Il semble donc que, tandis que l'intensité respiratoire s'élève constamment en fonction de la température, l'intensité de l'assimilation, pour l'*H. triquetrum*, présente un optimum inférieur à 24°.

L'expérience analogue réalisée avec le *Mnium undulatum* donne des résultats assez comparables. L'élévation de la température de 14° à 24° est marquée par une augmentation de la respiration qui est multipliée par un peu moins de 2. L'assi-

milation s'abaisse en valeur absolue. Elle redevient également, dans la troisième période, à peine supérieure à l'intensité respiratoire.

TABLEAU LXVI

Température.	Oxygène.	
	consommé (respiration).	dégagé (assimilation).
14°	— 0,313 et — 0,278	+ 1,33 et + 1,51
24°	— 0,630 et — 0,462	+ 1,00 et + 1,18
14°	— 0,166 et — 0,170	+ 0,311 et + 0,307

C. Variation des phénomènes d'assimilation en fonction de la teneur en eau. — Cette étude étant faite, on peut aborder celle de l'influence de la teneur en eau sur l'assimilation chlorophyllienne. Il y a lieu d'examiner comment varie, dans ces conditions, chacun des caractères de cette fonction.

1. VARIATION EN FONCTION DE L'ÉTAT PHYSIOLOGIQUE.

— Dans le temps, l'intensité de l'assimilation diminue-t-elle progressivement lorsque la teneur en eau est inférieure à la teneur en eau maxima? Une expérience analogue à celle qui a été précédemment décrite pour les Mousses saturées a porté sur des lots de Mousses dont la teneur en eau était voisine de 120 d'eau p. 100 secs. L'expérimentation présentait d'ailleurs une difficulté, étant donnée la perte en eau impossible à éviter du fait de l'éclairement et de l'assimilation. Il fallait donc, pour poursuivre les expériences sur le même lot, avoir recours à un procédé différent de celui qu'on utilisait pour les Mousses saturées d'eau ; pour celles-ci, une petite quantité d'eau se trouvait présente dans le flacon et, chaque jour, on en mouillait toutes les Mousses sans les sortir de leur flacon. Ici, au contraire, il était nécessaire de ramener les Mousses à la fin de chaque expérience au poids qu'elles présentaient à son début. J'indique, dans le tableau résumant l'expérience, les teneurs en eau au début et à la fin de chaque période :

TABLEAU LXVII

Temps.	Teneur en eau.	Respiration.	Assimilation.	
			Lot I.	Lot II.
1 ^{er} jour	122-44 et 127-53	— 0,223	+ 0,426	+ 0,440
2 ^e —	120-54 et 121-52	”	+ 0,370	+ 0,352
3 ^e —	119-42 et 124-39	— 0,163	+ 0,264	+ 0,268
4 ^e —	118-44 et 124-50	”	+ 0,226	+ 0,189
5 ^e —	120-47 et 127-51	— 0,451	+ 0,147	+ 0,228

La variation de teneur en eau est considérable pour les vingt-deux heures environ que dure chaque expérience. Son importance est un peu moindre en réalité, car, au cours de l'extraction de l'atmosphère du flacon, les Mousses perdent toujours une certaine quantité d'eau, 10 à 20 p. 100 environ et la valeur finale est dans chaque cas un peu trop faible ; en moyenne, la teneur en eau au cours de ces expériences est donc de 90 d'eau p. 100 secs. Or on voit que les résultats indiquent la même diminution progressive de photosynthèse que nous avons constatée pour les Mousses saturées d'eau. L'élimination d'une partie de l'eau contenue dans la Mousse ne rend donc pas l'intensité de l'assimilation indépendante des conditions physiologiques où se trouve la Mousse. Il en est sur ce point de l'assimilation comme de la respiration.

2. VARIATION DE L'ASSIMILATION EN FONCTION DE LA TENEUR EN EAU. — Ces réserves faites, on peut construire pour l'assimilation une courbe analogue à celle que nous avons établie en ce qui concerne la respiration ; mais il est difficile d'obtenir, sur un même lot de Mousses, plus de deux ou trois points de cette courbe, étant donnée la nécessité de connaître à la fois la respiration et l'assimilation pour chacune des teneurs en eau étudiées.

a. *En valeur absolue.* — Voici, par exemple, les résultats de deux expériences, faites en présence des lampes de 200 bougies :

TABLEAU LXVIII

Teneur en eau.		Oxygène	
I	II	consommé (respiration). I	dégagé (assimilation). II
258,0	258,0-174,0	- 0,309	+ 0,493
88,0	88,0- 52,8	- 0,277	+ 0,302
44,2	44,2- 37,4	- 0,091	+ 0,057
312,0	312,0-256,0	- 0,317	+ 1,539
99,4	99,4- 60,1	- 0,284	+ 0,663
43,5	58,2	- 0,037	+ 0,070

Ainsi de ces deux expériences et d'autres analogues, il ressort que l'intensité de l'assimilation décroît quand on abaisse la teneur en eau.

b. *Variation du rapport assimilation / respiration.* — L'assimilation, dans les conditions expérimentales, porte sur des masses gazeuses plus importantes que celles qui concernent la respiration, quand la teneur en eau est forte. Le rapport entre la quantité d'oxygène dégagé et la quantité d'oxygène absorbé pendant le même temps par le moin respirant peut atteindre jusqu'à 10.

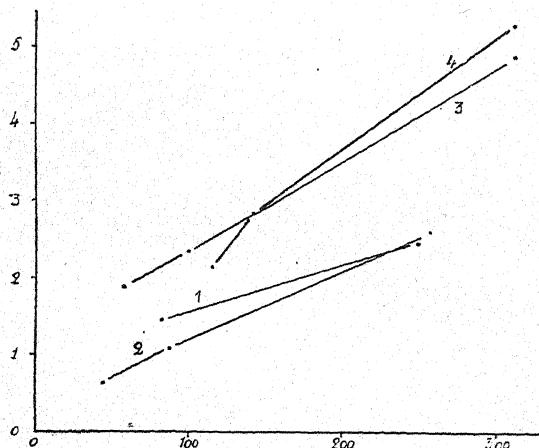


Fig. 27. — Variation du rapport entre l'oxygène dégagé par la photosynthèse et l'oxygène absorbé par la respiration, en fonction de la teneur en eau.

de 5 environ pour les Mousses saturées d'eau; cette valeur s'abaisse progressivement; lorsque les teneurs en eau sont inférieures à 100 d'eau p. 100 secs, ce quotient se rappro-

gazeuses plus importantes que celles qui concernent la respiration, quand la teneur en eau est forte. Le rapport entre la quantité d'oxygène dégagé et la quantité d'oxygène absorbé pendant le même temps par le moins respirant peut atteindre jusqu'à 10. Il est d'ordinaire

che de l'unité et lui devient parfois inférieur. Étant donnée la petitesse de la modification des masses gazeuses sur lesquelles portent les analyses, il règne nécessairement un peu d'incertitude sur la valeur du rapport pour les teneurs en eau basses.

Voici, par exemple, les valeurs obtenues dans un certain nombre d'expériences portant sur divers lots de Mousses dont les conditions physiologiques n'étaient pas comparables :

TABLEAU LXIX

N° de l'expérience.	Teneur en eau.	Quotient : $\frac{\text{O}_2 \text{ assimilation}}{\text{O}_2 \text{ respiration}}$
4.....	313,0-266,0	5,25
3.....	313,0-256	4,85
1.....	250,0-183	2,46
2.....	258,0-171	2,60
4.....	142,0-106	2,84
4.....	116,0- 71	2,14
3.....	99,4- 60,1	2,35
2.....	88,0- 52,8	1,09
1.....	82,5- 51,5	1,47
3.....	58,2 "	1,89
5.....	47,7 "	1,12
2.....	44,2- 37,4	0,63

Ainsi le quotient du volume d'oxygène dégagé (par un lot assimilant) par le volume d'oxygène consommé (par un lot identique respirant), c'est-à-dire le rapport des intensités entre l'assimilation et la respiration, nous apparaît d'autant plus faible que la teneur en eau est elle-même plus faible. En un sens, on peut dire que l'assimilation de la Mousse est touchée par la variation de teneur en eau bien plus que la respiration.

On remarquera quelle est la régularité avec laquelle varie ce rapport en fonction de la teneur en eau, pour un même lot de Mousses. La courbe représentative est sensiblement une droite. Ces diverses droites ne se confondent pas. Elles convergent à peu près vers un même point. Leur pente dépend sans doute de l'état physiologique du lot étudié.

Mais, si l'on s'abaisse aux teneurs en eau très basses, pour lesquelles la respiration devient difficilement décelable et se

manifeste surtout comme un processus d'anaérobiose, les rapports précédemment étudiés deviennent très difficiles à établir. Étant donné le mode de calcul des échanges assimilatoires, les erreurs expérimentales faites dans l'expérience sur les Mousses assimilant et dans l'expérience témoin peuvent s'ajouter. Les résultats que nous avons obtenus jusqu'ici laissent entendre toutefois, comme le faisaient présager les derniers résultats du tableau précédent, que le rapport s'abaisse au-dessous de l'unité.

Et pourtant nous avons vu que c'est dans cette zone de teneurs en eau que l'anhydrobiose relative s'accompagne d'anaérobiose. Par suite, les quotients établis à l'aide de l'oxygène consommé pendant la respiration perdent une part de leur signification. Si, évalué en O^2 , le quotient assimilation —————— conti-respiration

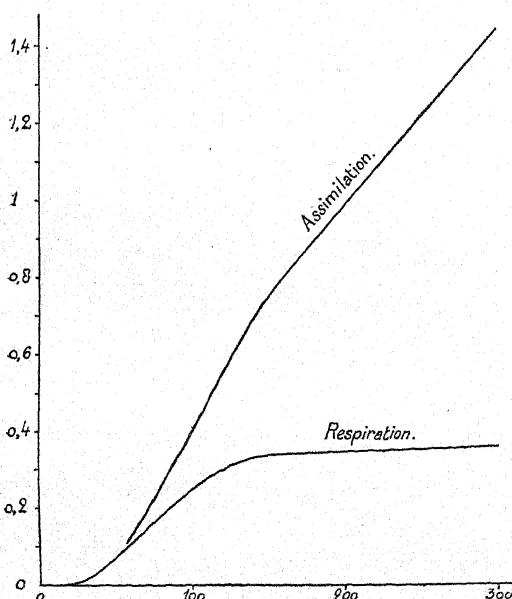


Fig. 28. — Variation de la respiration et de l'assimilation chez *H. triquetrum*, en fonction de la teneur en eau.

c'est que le phénomène d'assimilation est plus profondément touché par la perte de l'eau que le phénomène respiratoire.

c. *Rendement hydrobiotique de l'assimilation chlorophyllienne.* — Puisqu'il y a variation de l'intensité de la photosynthèse en fonction de la teneur en eau de la Mousse, on peut établir, pour cette fonction comme pour la respiration, un rendement hydrobiotique. La courbe représentative aura une allure analogue à celle que nous avons tracée pour la respiration : une montée rapide au delà de 20 d'eau p. 100 secs,

un maximum correspondant environ, au voisinage de 60 d'eau p. 100 secs, à 1^{cc},5 d'oxygène dégagé par heure, pour 1 gramme d'eau ajoutée à une masse infinie de Mousses. Au delà de ce maximum, le rendement s'abaisse lentement ; entre 100 et 300 d'eau p. 100 secs, il est encore en moyenne de 0^{cc},5 d'oxygène, c'est-à-dire qu'il présente encore une valeur supérieure au rendement hydrobiotique maximum de la respiration.

Ainsi l'efficacité de l'eau nous apparaît toute différente en ce qui concerne la respiration et l'assimilation. Le rendement maximum du gramme d'eau, beaucoup moindre en valeur absolue pour la respiration que pour l'assimilation dans les conditions utilisées, correspond sensiblement pour toutes deux aux mêmes teneurs en eau. Tandis que, pour l'eau qu'on peut surajouter, le rendement respiratoire décroît très rapidement et s'annule, le rendement assimilatoire décroît lentement et garde une valeur élevée. Les fortes teneurs en eau ont beaucoup plus d'importance, du point de vue de l'assimilation chlorophyllienne que du point de vue de la respiration.

3. VARIATION DE L'INTENSITÉ DE L'ASSIMILATION CHLOROPHYLIENNE EN FONCTION DE LA TENEUR EN EAU, POUR DIVERS ÉCLAIREMENTS. — La question se pose de savoir si la modification de teneur en eau ne détermine pas une variation de l'efficacité de la lumière. Nous avons fait quelques expériences analogues à celles de la série précédente en utilisant les éclairages réalisés soit avec des lampes de 100 bougies, soit avec des lampes de 50 bougies.

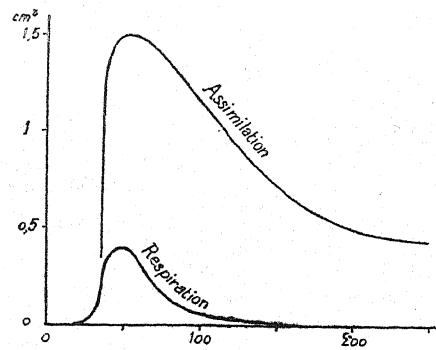


Fig. 29. — Variation des rendements hydrobiotiques de la respiration et de l'assimilation chlorophyllienne, en fonction de la teneur en eau, chez l'*H. triquetrum*.

TABLEAU LXX

Numéro de l'expérience.	Teneur en eau.	Quotient : $\frac{\text{O}_2 \text{ assimilation}}{\text{O}_2 \text{ respiration}}$
<i>a. — Lampes de 100 bougies.</i>		
1	327-256	3,40
2	277-230	3,55
1	145- 92	3,30
2	114- 69	2,26
1	83- 60	1,27
2	73- 49	2,67
<i>b. — Lampes de 50 bougies.</i>		
1	310-251	2,46
1	132- 93	1,76
1	81- 72	1,67
2	60 "	1,50

Ainsi la variation de quotient semble être d'autant moindre que l'intensité lumineuse utilisée est moindre elle-même. Autrement dit, il semble que la même lumière, agissant sur la Mousse et déterminant l'assimilation dans une atmosphère contenant du CO₂, demande d'autant moins d'eau pour avoir son efficacité maxima qu'elle est elle-même plus faible. Les valeurs maxima de l'assimilation chlorophyllienne sont réalisées pour une lumière assez intense lorsque l'eau sature la Mousse. On peut faire l'hypothèse que la vitesse des échanges gazeux est limitée par la vitesse de diffusion des gaz dans la matière vivante ; on comprendrait alors la variation de la respiration en fonction de la teneur en eau. Pour l'assimilation chlorophyllienne, il est possible que de même, au-dessus d'une certaine intensité lumineuse, ce soit pour une part la vitesse de diffusion des gaz, réglée par la teneur en eau, qui limite l'intensité de l'assimilation.

4. NATURE DES SYNTHÈSES AUX FAIBLES TENEURS EN EAU.
— Ainsi, même lorsque la teneur en eau de la Mousse est faible, l'assimilation chlorophyllienne y est encore possible. Les produits de synthèse sont-ils les mêmes lorsque la teneur en eau est élevée ou lorsqu'elle est faible ? Je n'ai pas fait d'expé-

riences systématiques sur ce sujet. Mais quelques observations indiquent dans quelle voie il serait possible de chercher.

Les substances hydrocarbonées produites par l'assimilation chlorophyllienne peuvent être non seulement des glucides simples ou leurs dérivés produits par polymérisation (amidon, substances des membranes : mannane, arabane, xylane), mais aussi des graisses. En ce qui concerne la forme d'accumulation dans la cellule des produits de la synthèse chlorophyllienne, on distingue, depuis les recherches de HOLGER-RANCKEN, trois classes parmi les Mousses, d'après la répartition de l'amidon et des sucres. Les Mousses amylophyllles renferment de l'amidon dans toute leur masse. Les Mousses saccharophyllles ne renferment pas d'amidon dans leurs feuilles ; on n'en trouve guère que dans le bourgeon terminal et dans le sporogone. Enfin les Mousses anamyles ne renferment absolument pas d'amidon. Le premier groupe est le plus répandu et comprend, par exemple, les Mniacées ; ce sont surtout des formes hygro et mésophytiques.

La répartition des graisses dans les Mousses a été étudiée par JÖNSSON et OLIN. Ils ont montré que la teneur en graisse est plus ou moins variable et peut constituer un véritable caractère spécifique : les formes aquatiques en sont très pauvres ; les formes terrestres peuvent atteindre 6 à 9 p. 100 d'extrait éthétré total (que les auteurs rapportent en entier aux graisses). Quelques espèces font exception avec une teneur particulièrement élevée ; on voit *Bryum roseum* atteindre 18 p. 100. La proportion et la nature des graisses sont variables avec les conditions de nutrition, avec le stade de développement et se trouvent modifiées avec l'âge de la plante. La famille des Hypnacées présenterait des caractères intermédiaires entre les Bryacées, contenant surtout des graisses, et les Mniacées, contenant surtout de l'amidon ; l'*H. triquetrum* renfermerait de nombreux grains d'amidon dans les tissus externes de l'écorce, tandis que les cellules internes de la tige contiendraient beaucoup de graisses.

J'ai rarement rencontré de l'amidon dans les feuilles de l'*H. triquetrum* ; les graisses, au contraire, y sont aisément décelables. On en trouve quelques globules dans toutes les

cellules de la plante, même dans la feuille, et les graisses sont réellement abondantes à l'intérieur des tiges. La proportion en est toutefois assez variable. Il m'a semblé qu'au cours de l'été c'étaient toujours les formes de croissance numéros 2 et 4 qui contenaient la plus forte proportion de graisses. Certains échantillons en étaient littéralement bourrés, surtout vers l'extrémité de la tige. De grosses gouttelettes occupaient tout le massif de cellules à membranes fines qui constituent la base de chaque bourgeon dormant dans la tige.

D'autre part, le dosage des graisses par la méthode de KUMAGAVA donne, en général, des teneurs en graisses inférieures à 4 p. 100 secs (3,17 — 3,68 — 3,80 — 3,84 — 3,91). Certains échantillons, au contraire, ont donné des teneurs bien plus fortes (4,50 — 4,90 — 6,12) ; ce dernier lot avait été recueilli dans la forêt de Fontainebleau en une station où la seule forme de croissance était la forme n°2. On peut se demander si ces caractères particuliers n'expriment pas la diversité des produits dus à l'assimilation chlorophyllienne, lorsque, du fait de la variation du climat, la Mousse se trouve fréquemment soumise à la dessiccation.

CONCLUSION. — De même que pour la respiration, l'assimilation chlorophyllienne apparaît directement sous la dépendance des teneurs en eau, dans son intensité d'abord, sans doute aussi dans sa nature. Elle paraît même, beaucoup plus que la respiration, affectée par les variations d'imbibition. Au delà d'une certaine teneur en eau, une addition d'eau nouvelle n'augmente point la respiration : le métabolisme maximum est atteint pour une imbibition relativement faible. Au contraire, l'eau surajoutée augmente encore le pouvoir d'assimilation de la plante : les fortes teneurs en eau sont donc celles qui devront favoriser surtout la croissance.

CHAPITRE III

LA CROISSANCE CHEZ L'*HYPNUM TRIQUETRUM* EN FONCTION DE LA TENEUR EN EAU. — LES CARACTÈRES ÉCOLOGIQUES DE L'*HYPNUM TRIQUETRUM*

La respiration et l'assimilation chlorophyllienne constituent les deux principales fonctions physiologiques des végétaux. Les autres sont sans doute aussi directement influençables par la teneur en eau de la Mousse ; ce doit être le cas, par exemple, pour la synthèse des matières albuminoïdes, ou plus directement même, s'il s'agit de fonctions dans lesquelles l'eau joue le premier rôle : transpiration, absorption de substances solubles extérieures à la Mousse.

Je n'ai fait aucune recherche sur ces diverses questions. En ce qui concerne la transpiration, elle ne se trouve pas avoir, à propos de la Mousse, la même signification que pour les autres végétaux verts qui puisent dans le sol les substances minérales et de l'eau. Quels liens relient la respiration et l'assimilation aux mouvements de l'eau protoplasmique ? Y a-t-il, en même temps qu'oxydation respiratoire, une émission d'eau nécessaire ? La chlorovaporisation existe-t-elle chez la Mousse ? Autant de questions qui pourraient être abordées sur cet objet et qui, parce que l'organisation y est tout autre que dans les végétaux supérieurs, permettraient sans doute de préciser la position exacte des problèmes qui touchent au métabolisme de l'eau dans la plante.

A. Action de la teneur en eau sur la croissance de l'*H. triquetrum*. — Je n'étudierai plus qu'une dernière question, celle qui résume en quelque sorte le conflit entre les oxydations qui déterminent une perte de substance pour la plante et l'assi-

milation chlorophyllienne qui assure sa nutrition carbonée. La croissance établit nécessairement le résultat du bilan entre les activités de ces deux fonctions ; il me reste à examiner l'action de la teneur en eau sur la croissance.

1. EXPÉRIENCES FAITES AU LABORATOIRE. — Je n'ai réalisé qu'un petit nombre d'expériences conçues sur le type suivant : un fragment de Mousse est recueilli dans la nature pendant une période de croissance active. On détermine exactement sa forme et, par exemple, la distance qui sépare du sommet tel rameau facilement reconnaissable. La longueur des rameaux les plus jeunes, dont l'élongation est rapide, est aussi notée. Les échantillons sont alors placés sous des cloches où l'on règle la tension de vapeur en y plaçant des solutions d'acide sulfurique de concentration convenablement choisie. D'après ce que WALTER a montré au sujet de l'influence de la tension de vapeur des milieux sur la croissance des divers types végétaux, seules des tensions de vapeur très proches de la saturation sont susceptibles de permettre la croissance. J'ai donc utilisé uniquement les solutions donnant des tensions relatives de 0,95, 0,97, 0,98, 0,99 et, pour réaliser l'expérience témoin, l'eau pure. Mais, pour que la croissance puisse se produire, il faut que la plante ait à sa disposition de l'acide carbonique. J'introduisais donc chaque jour dans les cloches quelques centimètres cubes de CO_2 . Les cloches étaient enfin exposées à la lumière du jour dans des conditions permettant la photosynthèse.

En fait, dans la majeure partie des échantillons qui au début de l'expérience étaient saturés d'eau, une certaine croissance s'est manifestée : elle peut être constatée après huit jours, par l'allongement, toujours faible d'ailleurs, des rameaux latéraux, et surtout par l'apparition vers la pointe de l'axe principal de un ou deux bourgeons par axe. Mais cette croissance, à peine plus marquée sous la cloche qui recouvre un cristallisoir plein d'eau, s'arrête bientôt dans tous les cas : les Mousses se dessèchent d'ailleurs d'autant plus aisément qu'elles sont éclairées. Seules les variations de température déterminent sous la cloche un mouvement de la vapeur d'eau qui peut permettre aux Mousses de retarder leur dessiccation : les

faibles teneurs en eau, auxquelles parviennent également tous les lots, ne sont plus compatibles avec la croissance de la Mousse.

TABLEAU LXXI

Tension de vapeur relative.	Allongement des derniers bourgeons.	Nombre de bourgeons apparus.
1,00 1,00	1,0 — 0,5 — 1,0 — 1,5 0,5 — 1,0 — 1,0 — 1,5	2 1
0,99 0,99	0 — 1,5 — 1,0 — 1,5 0 — 1,0 — 1,5 — 0,5	1 1
0,98 0,98	0 — 2,0 — 0,5 — 1,0 0 — 1,0 — 0 — 1,5	1 0
0,97 0,97	0 — 0 — 0,5 — 0,5 0 — 0 — 1,0 — 0,5	1 0
0,95 0,95	0 — 0 — 0 — 0 0 — 0 — 0 — 0	0 0

Cette expérience établit donc que non seulement la croissance n'est pas possible dans une atmosphère où la tension de vapeur est inférieure à la tension de saturation, mais encore qu'il faut de l'eau à l'état liquide pour que la croissance ait lieu. Les faibles développements notés plus haut correspondent évidemment à l'utilisation de l'eau que la Mousse contenait dans ses tissus ; une fois établie dans la Mousse la teneur en eau qui équilibre même la tension de vapeur d'une atmosphère en présence d'eau, la croissance n'est plus possible.

J'ai montré précédemment que, même si la base des tiges de l'*H. triquetrum* trempe dans l'eau, la partie supérieure demeure relativement sèche. Dans ces conditions, malgré l'humidité nécessairement plus forte qui l'entoure, la partie supérieure des tiges ne manifeste pas plus de croissance que précédemment, ni par son axe, ni par ses bourgeons.

Aussi apparaît-il comme nécessaire, si on veut obtenir expérimentalement le développement de Mousses, de les soumettre (comme le fait DAVY DE VIRVILLE dans ses recherches expérimentales) à des arrosages fréquents.

2. ÉTUDES FAITES DANS LA NATURE. — Si donc, comme l'établissait la première partie de ce travail, l'eau doit apparaître comme un facteur morphogène important et explique, pour une part, la forme de croissance qui caractérise une station donnée, c'est plutôt par le rythme sous lequel elle est mise à la disposition de la Mousse, par la continuité avec laquelle elle lui est offerte dans certaines stations par la discontinuité que présente le ravitaillement en eau, là où la rosée se

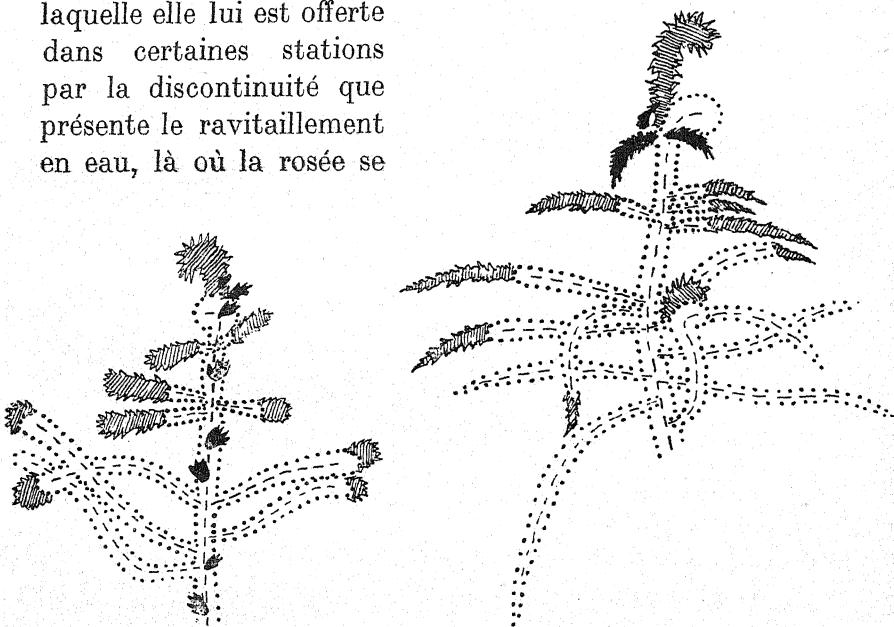


Fig. 30. — Variation des formes de croissance quand changent les conditions extérieures. — A gauche, plante transportée dans une station plus exposée que sa station d'origine ; à droite, plante transportée dans une station moins exposée. — On a représenté en ponctué la silhouette primitive du brin. Les surfaces couvertes de hachures correspondent au développement réalisé en quarante-cinq jours, pour la tige et les rameaux latéraux. En noir, rameaux latéraux apparus pendant le même temps.

dépose presque chaque matin pour être évaporée de bonne heure, que se trouve déterminée la forme de croissance. Il n'est pas aisément de soumettre cette hypothèse à une expérience au laboratoire ; il m'a semblé qu'on pouvait obtenir des renseignements intéressants par l'expérimentation dans la nature.

Des brins de Mousses voisins de la forme type, développés dans une station un peu plus éclairée que la station type, sont placés après avoir été dessinés soigneusement, les uns sur un emplacement plus exposé, les autres dans une station plus

protégée. Un mois et demi plus tard, on relève les deux séries d'échantillons et note les modifications de forme réalisées. L'expérience a duré du 20 septembre au 3 novembre, c'est-à-dire pendant une période de croissance. Les faits qui apparaissent alors sont les suivants :

La plante soumise à l'action des alternatives de sécheresse et d'humidité et à l'action de la lumière a manifesté une croissance importante. Pour les rameaux latéraux dont l'étude est la plus aisée, les longueurs des six derniers étaient le 20 septembre : 15, 6, 5, 4, 2,5, 2 millimètres. Elles sont le 3 novembre 19, 12, 11, 14, 9, 7 millimètres. L'axe principal aussi s'est allongé : la distance de la base d'une des ramifications au sommet est passée de 19 à 28 millimètres. Enfin, le long de l'axe, un nombre assez considérable de bourgeons ont commencé à se développer : on compte 9 nouveaux bourgeons échelonnés sur les 40 millimètres supérieurs de l'axe et dont 3 seulement se trouvent au-dessus des bourgeons préexistants.

Au contraire, la forme qui a été transportée dans un lieu plus protégé a exprimé autrement le type de croissance de son nouveau milieu. Tous les rameaux latéraux situés le 20 septembre à moins de 32 millimètres du sommet se sont allongés. L'allongement maximum correspond à ceux qui se trouvaient à 12 millimètres du sommet. Pour les six derniers rameaux latéraux, leur longueur était 15, 12, 4, 4, 5, 4. Elle est devenue 25, 19, 14, 15, 9 et 11. Enfin la tige principale s'est allongée de 11 millimètres, et 3 nouveaux rameaux, dont le plus développé atteint déjà 9 millimètres, sont apparus au-dessus de ceux qui existaient en septembre. Ainsi, suivant les deux types de stations, le développement de formes identiques a amené, en quarante jours de croissance, à la réalisation de formes très différentes. On peut reconnaître, dans les deux schémas qui s'ébauchent déjà, les caractéristiques des formes écologiques particulières : la forme n° 2 est nettement indiquée par exemple par le développement de nombreux bourgeons le long de l'axe.

D'autre part, j'ai transporté, dans une station où croissait la forme 2, des échantillons qui, à quelques mètres de là, sous

un buisson épais, s'étaient développés suivant la forme 3; leurs axes aux ramifications courtes et espacées avaient été disposés de telle sorte que leurs pointes affleuraient la surface à peu près continue de la touffe dans leur nouvel emplacement. La croissance en longueur de ces axes a continué, mais, au lieu de s'élever verticalement, l'un d'eux s'est infléchi et a poussé droit dans le plan horizontal, tandis qu'un autre se développait en spirale dans ce même plan. Sur l'un et l'autre apparaissaient de jeunes rameaux latéraux beaucoup plus rapprochés les uns des autres que sur la partie basse de la tige.

Ces expériences établissent que les formes de croissance décrites plus haut sont bien les formes d'équilibre qui correspondent aux conditions de climat particulières à leur station ; elles précisent que ces formes ne constituent pas des variétés différentes d'une même espèce et qu'à la suite de transplantation la croissance manifeste rapidement les caractéristiques qui correspondent à la nouvelle station.

B. Caractères écologiques de l'*H. triquetrum*. — Les caractères écologiques d'une espèce végétale et sa répartition géographique expriment nécessairement l'ensemble des exigences présentées par la plante pour la réalisation normale de ses activités physiologiques. Puisqu'elle est fixée au sol, la plante doit subir toutes les actions climatériques qui s'exercent sur sa station, et elle est condamnée à disparaître d'une région où l'une seulement des caractéristiques du climat agit, ne fût-ce que pendant un temps court, comme facteur rendant impossible le développement. Les faits sont différents dans la biologie animale ; la mobilité des espèces leur permet de se soustraire pour un temps aux influences qui leurs seraient funestes ; on conçoit que le déterminisme écologique soit beaucoup plus strict quand il s'agit des végétaux que des animaux. De même, dans le monde végétal, ce déterminisme est beaucoup plus marqué pour les espèces qui sont vivaces par toute leur masse et sont, par suite, exposées toute l'année à l'action des facteurs climatériques dont elles subissent les variations extrêmes.

La répartition géographique d'une espèce, c'est-à-dire le

fait qu'il lui est possible de croître dans les conditions de climat des diverses stations où on la rencontre, établit que, dans toute cette zone, les fonctions physiologiques de la plante ont pu trouver un équilibre et vérifie les limites marquées à la vie par l'étude des diverses activités physiologiques, sous les différentes influences qui interviennent dans les climats.

Pour l'*H. triquetrum*, par exemple, il apparaît comme une espèce très répandue, dans une zone nettement limitée, si bien que ses exigences climatériques doivent être possibles à dégager.

1. LA TEMPÉRATURE. — Quelle est d'abord sa limite en latitude? C'est une espèce nettement boréale. Commun dans la plus grande partie de la France, l'*H. triquetrum* ne se développe pas dans la région méditerranéenne. Si on le rencontre à une latitude plus basse, comme l'établit la présence dans l'Herbier de France, au Muséum, de quelques échantillons recueillis en Corse par CAMUS, c'est évidemment qu'il a été rencontré là dans des emplacements particulièrement favorables. Il est, d'une manière générale, signalé comme rare dans les flores du sud de l'Europe.

Nous avons vu qu'un certain nombre de caractères physiologiques sont en accord avec ces faits ; la respiration de l'*H. triquetrum* s'élève avec la température. La respiration n'est un témoin de la vitalité d'un organisme que si, corrélativement, les fonctions physiologiques qui assurent la synthèse se trouvent également maintenues en accord, par leur intensité, avec l'intensité respiratoire. Or, précisément, pour l'*H. triquetrum*, l'élévation de la température paraît augmenter les processus de destruction et non ceux de construction.

L'intensité de la photosynthèse réalisée dans des conditions données d'éclairement est probablement plus forte à température moyenne qu'à température élevée. A coup sûr, le rapport entre l'intensité d'assimilation et l'intensité respiratoire à une température donnée est d'autant plus faible que la température est plus élevée. Ainsi apparaît nettement, au point de vue du métabolisme du carbone, la nécessité d'une limitation méridionale du développement de la plante. Il est vrai-

semblable qu'il en est de même en ce qui concerne la synthèse des albuminoïdes, par exemple.

Mais, de plus, l'action destructrice des températures relativement élevées apparaît très nettement dans l'influence exercée par la chaleur sur le pigment chlorophyllien. Même à l'obscurité, à 24°, on voit jaunir les Mousses en même temps que diminue leur pouvoir assimilateur. A cette température, l'action de la lumière exagère encore cette destruction par photoxydation. Pour cette seconde raison, la Mousse étudiée ne saurait vivre dans des régions où la température moyenne s'élève au-dessus de 20°.

Enfin nous avons vu quelle est l'importance de l'eau, à l'état liquide, pour la croissance de la plante. Si elle n'est pas fournie régulièrement à la Mousse, si, pendant de longues périodes, les teneurs en eau doivent demeurer basses, la masse vivante qui existe peut survivre, quoique perdant un peu de sa vitalité ; mais la croissance ne peut être assurée. Or c'est surtout l'action de la température qui règle la vaporisation de l'eau et la dessiccation ; des espèces végétales mieux adaptées par leur organisation à la conservation de l'eau pourront présenter encore une croissance appréciable, là où, trop tôt desséché, l'*H. triquetrum* devra suspendre sa croissance : par ses caractères morphologiques, parce qu'il ne présente pas de dispositifs de reploiement comme un certain nombre d'autres Mousses, parce que sa forme type est relativement lâche et que les colonies les mieux adaptées à résister à la dessiccation (forme 2) ont encore une densité biologique faible et sont encore nettement moins bien adaptées que celles des Muscinées voisines, l'aire de croissance de l'*H. triquetrum* doit être plus tôt limitée dans les régions méridionales.

Au contraire, l'*H. triquetrum* est très répandu dans le nord de l'Europe, par exemple en Norvège, où on l'a rencontré jusqu'au 70^e degré de latitude nord ; dans l'Asie du Nord, à Shakaline, au Japon, où BESCHERELLE en a déterminé plusieurs échantillons ; enfin dans tout le nord de l'Amérique, où il semble exister également sous diverses formes de croissance.

Les caractéristiques physiologiques sont bien en accord

avec ces constatations : la respiration s'abaisse lorsque baisse la température ; mais la comparaison de l'assimilation à 14° et à 24° montre que l'optimum est peut-être encore inférieur à cette température ; la croissance, d'ailleurs, est plus active au printemps et à l'automne, quand la moyenne des températures est inférieure à 10°. Ainsi, du point de vue écologique, l'*H. triquetrum* est une forme méso ou même sténo-thermophile, d'après la terminologie définie pour les Mousses par AMANN.

L'*H. triquetrum* n'existe d'ailleurs que dans l'hémisphère nord, dans toute la zone holoarctique, et n'a pas été signalé à ma connaissance dans l'hémisphère sud.

Mais, dans la région même où il est susceptible de croissance parce que les traits généraux du climat lui conviennent, il est possible d'étudier avec plus de précision la répartition géographique de l'*H. triquetrum*. En France, on le rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'au-dessus de la limite des arbres, dans la zone alpine. Ce n'est donc pas l'altitude qui règle sa dispersion.

2. LES AUTRES FACTEURS. — A l'intérieur des limites définies par les conditions de température, c'est en effet l'action des autres facteurs qui règle la répartition géographique de l'espèce.

a. Sol. — Le sol y joue un rôle peu important et l'*H. triquetrum* est à peu près indépendant de la constitution chimique du sol ; il se développe peut-être plus abondamment, il couvre des surfaces plus considérables, dans les régions calcaires ; mais il a une égale luxuriance sur des terrains presque uniquement siliceux. Le sol, par ses propriétés physiques, présente une importance notable pour la conservation de l'eau. Mais des caractères physiques défavorables n'interviennent, pour empêcher la croissance de l'*H. triquetrum*, que si les autres conditions ne sont, elles aussi, pas favorables : même sur le sol sableux dès dunes qui bordent l'Océan, même sur les sables de Fontainebleau, la Mousse se développe, si ravitaillement en eau et exposition sont convenables. La présence d'un sol qui retient l'eau améliore les conditions de la station, parce que, rendant le lieu plus humide, elle ralentit la dessiccation de la

Mousse. Le sol n'agit donc qu'indirectement, par le moyen des conditions hygrométriques.

b. *Radiation et eau.* — On vérifie au contraire que ce sont conjointement les conditions de radiation et de distribution de l'eau qui exercent une influence sur sa croissance et sa prospérité. Elles sont à peu près impossibles à séparer et dépendent également, une fois mise à part la situation géographique du lieu considéré, de sa topographie et du couvert qui peut l'abriter.

α. *Couverts.* — Le développement des couverts présente une grande importance : la majorité des stations de l'*H. triquetrum* sont situées en forêt : tantôt dans la forêt sombre que forme le couvert des Hêtres, tantôt dans les forêts de Sapins, on rencontre la forme de croissance n° 3. La forêt de Chênes, plus claire, abrite d'ordinaire la forme type. Sous le couvert léger des Pins, le développement est encore possible, donnant tantôt les formes n°s 2 ou 1, si l'humidité est abondante, tantôt la forme n° 4, si l'humidité fait défaut. Sous les buissons, la Mousse s'établit également si la clarté est suffisante. Enfin l'*H. triquetrum* sort des bois et s'installe dans les prés, où l'on rencontre les formes correspondant à la grande lumière : 2 et 4. Ce sont elles, d'après la description de BOULAY, que l'on trouve par exemple dans la région alpine au-dessus de la limite des arbres.

β. *Orientation.* — L'orientation présente, comme le couvert, une grande importance dans la répartition de l'*H. triquetrum*. Craignant la chaleur et la sécheresse, l'*H. triquetrum* se trouve généralement développé surtout le long des pentes d'orientation septentrionale : précipitations atmosphériques et rosées sont aussi abondantes qu'ailleurs, mais l'eau s'y attarde plus longtemps, et le soleil, s'il s'agit de terrain découvert, y frappe moins longtemps. En montagne, par exemple, l'*H. triquetrum* croît uniquement sur les versants septentrionaux, aux environs de Lus-la-Croix-Haute.

Que ce soit l'orientation ou le couvert qui favorisent le développement de l'*H. triquetrum* en un lieu donné et l'empêchent en un autre lieu, il est presque toujours aussi difficile de déterminer si c'est la radiation (chaleur et lumière) ou si

c'est le manque d'eau qui vient arrêter la croissance. Les recherches d'AMANN sur les Mousses du vignoble de Lavaux ont montré que, lorsque des Mousses sont placées au soleil, la température peut s'élever à l'intérieur de la touffe à 10° et plus au-dessus de la température de l'atmosphère ; on atteint donc à des températures qui empêchent nécessairement le développement de Mousses telles que l'*H. triquetrum*. Mais la radiation peut agir aussi parce qu'elle détermine la perte de l'eau, et il est impossible d'isoler ce qui revient à ces deux actions.

γ. *Analyse d'un cas particulier.* — Je crois avoir pourtant rencontré au moins un cas dans lequel il est possible de montrer que le déficit d'eau peut à lui seul empêcher la croissance.

J'ai cherché quelle était la répartition de l'*H. triquetrum* sur les dunes de sable des environs de Royan, dont de grandes surfaces sont couvertes par une forêt où les couverts sont à peu près également répartis : les Pins dominent, les peuplements mêlés de Chênes et de Chênes-verts se rencontrent ça et là, tantôt dans l'intérieur, tantôt sur la bordure. La surface du sol est vallonnée par les dunes, dont la direction générale nord-ouest-sud-est détermine un peu partout l'existence de versants relativement peu insolés. Le sol semble uniforme et se trouve constitué partout par un sable dont les caractères extérieurs sont identiques. On peut donc songer à comparer directement entre eux des points où la pente, l'orientation et le couvert sont analogues.

Or l'*H. triquetrum* y est relativement rare, tandis qu'on rencontre presque partout, sauf en des points très exposés et absolument dénudés, des colonies d'*H. purum*, *H. cupres-siforme*, *Dicranum scoparium* et *Polytrichum formosum*. Les stations d'*H. triquetrum* sont toujours localisées sur la lisière qui limite la forêt vers l'intérieur des terres. Elles se développent aussi bien lorsque le sol est horizontal et qu'au delà de la forêt, la nappe de sable continue, plane, plantée de Vignes ou couverte de prés maigres, ou lorsque la dune prend fin brusquement par une forte pente menant à des terrains d'alluvions. En deux ou trois points seulement, l'*H. triquetrum* parvient à se développer dans l'intérieur de la forêt, à peu de

distance de la lisière, sur des pentes orientées au nord.

Je crois pouvoir rapporter l'exclusion subie par l'espèce dans la plus grande partie de la forêt et son développement en bordure à l'action exercée par les conditions du ravitaillement en eau. D'une part, les rosées sont beaucoup plus abondantes sur les lisières ; d'autre part, on peut constater aisément que la tension de vapeur est toujours un peu moindre, sur la dune, à l'intérieur de la forêt, que sur la bordure du côté des terres. Voici, par exemple, les températures et les points de rosée (P. R.) établis pour un certain nombre de stations le 30 septembre 1923 :

TABLEAU LXXII

	Heures.	Tempéra-ture.	P. R.
Avant l'entrée dans la forêt de St-Augustin..	15,00	23°,0	17°,5
Dans la forêt au milieu de la dune	15,30	23°,5	17°,5
Sur la lisière nord de la forêt, à l'ouest de La Font	16,15	23°,0	18°,5
Sur la lisière de la forêt, au sud-est de La Font.....	16,40	22°,5	18°,0
Sur la route de St-Palais, à 1 ^{km} ,2 sud-est par rapport à la première détermination..	17,45	21°,0	16°,5

Pendant toute l'excursion règne un vent d'ouest (venant donc de l'Océan) et de force moyenne. Les deux déterminations, 17°,5 à 15 heures, 16°,5 à 17 h. 45, correspondent au point de rosée pris dans le vent, c'est-à-dire qu'elles indiquent le degré hygrométrique général de l'atmosphère, dans la région.

On voit que ce sont les deux stations en bordure de la forêt, du côté de l'intérieur des terres, où le point de rosée s'est trouvé le plus élevé. Le déficit de saturation de l'atmosphère, même si on le mesure à une distance appréciable au-dessus du sol, n'est donc pas le même dans une région relativement peu étendue. Le déficit de saturation est moins considérable au voisinage des prairies humides qu'on rencontre vers l'intérieur. En particulier, à la quatrième station, au sud-est de

La Font, une prairie développée sur des terrains d'alluvions vient assez près de la forêt.

Les caractéristiques hygrométriques générales, qui sont celles de la région tout entière, sont donc modifiées par des caractéristiques locales qui se superposent à elles. Ce sont ces caractéristiques locales qui rendent possibles ou non la croissance d'une espèce un peu exigeante telle que l'*H. triquetrum*.

J'ai pu, dans la même région, en un autre endroit, vérifier le rôle des caractéristiques hygrométriques locales sur la croissance de l'*H. triquetrum*. La station étudiée se trouve sur la bordure nord-est de la forêt de Suzac. L'*H. triquetrum* y est établi par exemple sur une pente d'une vingtaine de mètres de hauteur, au pied de laquelle s'étendent des prés, humides, puisqu'on y trouve diverses espèces de *Carex*, *Juncus glomeratus*, *Eupatorium cannabinum*, *Lythrum salicaria*, *Cirsium palustre*, etc... Par une température de 20°, le point de rosée en un lieu découvert où souffle le vent d'ouest est de 10°,5 ; un quart d'heure après, sous les Pins et Chênes-verts, au sommet de la dune d'où l'on domine une station de l'*H. triquetrum*, le point de rosée est encore de 10°,5 ; 20 mètres plus bas, dans les prés humides, il est de 13°. Un peu plus loin encore, sur un terrain presque horizontal, il y a une différence de plus de 1° entre les points de rosée observés dans l'intérieur du bois et sur sa bordure au voisinage des prairies d'alluvions. En

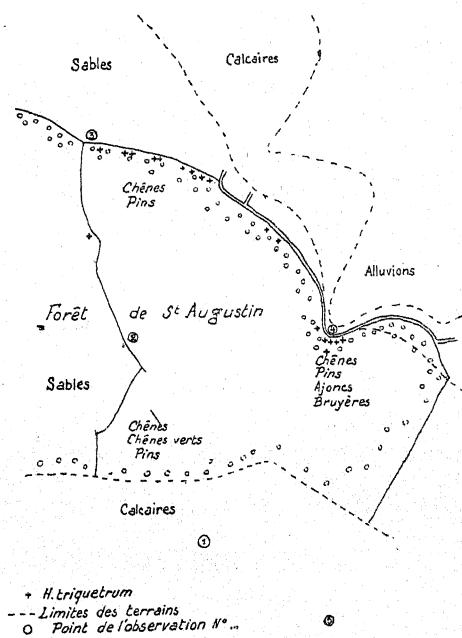


Fig. 31. — Répartition de l'*H. triquetrum* dans la forêt de Saint-Augustin.

l'un des points, l'*H. triquetrum* ne pousse pas, mais seulement des Mousses plus résistantes ; sur l'autre emplacement, il se développe abondamment, présentant, suivant les points considérés, la forme type ou la forme de croissance n° 2. Dans ces divers cas, l'orientation même semble avoir moins d'importance que la caractéristique hygrométrique locale de la station.

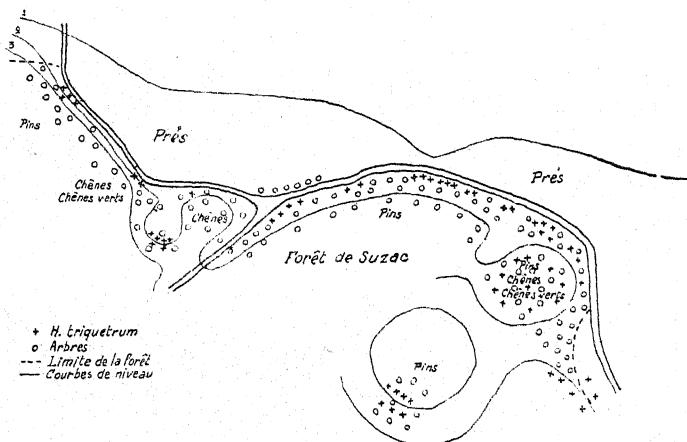


Fig. 32. — Répartition de l'*H. triquetrum* dans la forêt de Suzac (Voir le texte).

CONCLUSION. — On voit donc que, dans les conditions de température qui conviennent à l'*H. triquetrum*, l'eau est le facteur essentiel qui permet ou limite sa croissance. Par leurs phénomènes de reproduction, les Mousses semblent encore à demi des êtres aquatiques. La vie de leur partie végétative les définit nettement comme formes aériennes, mais elle montre le rôle essentiel joué par l'eau dans la vie végétale.

CONCLUSION

Quelles sont les conclusions auxquelles conduit cette longue étude?

Parce qu'elle explore un peu toute la biologie d'une espèce végétale, l'*H. triquetrum* L., elle a conduit, à côté de ce qui formait le centre du sujet, à l'acquisition de données morphologiques, physiologiques ou biologiques qui me semblaient indispensables, sans s'incorporer étroitement au plan d'études que je m'étais tracé. Dans le résumé suivant, je les grouperai d'après leur caractère morphologique, physiologique ou biologique.

* * *

La morphologie de l'espèce a été traitée, pour autant qu'elle est en relation avec ses caractères biologiques et surtout dans le but d'établir une comparaison entre les formes de croissance de l'espèce étudiée ou entre des espèces différentes de Muscinées vivant dans les mêmes stations.

La forme de la feuille et l'importance de ses oreillettes, celle de son insertion et de la gaine dont elle entoure la tige, l'espacement des insertions, le développement des pointes cellulaires, autant de questions où la morphologie est étroitement liée aux caractères et aux variations biologiques.

Le mode de ramification joue un rôle essentiel dans la réalisation des diverses formes de croissance. J'ai donc recueilli un certain nombre de renseignements sur la ramification et décrit les divers aspects qu'elle présente. C'est ainsi qu'étudiant la place de l'ébauche du rameau dans le segment foliaire, j'ai montré que, à ce point de vue, l'*H. triquetrum* constitue un nouveau type à ajouter à ceux qui sont classiquement décrits.

Enfin, puisque l'unité biologique n'est pas l'élément que

constitue le brin, mais la colonie, j'ai étudié les divers types de colonies de l'*H. triquetrum* et le mode de croissance qu'elles présentent.

L'étude morphologique comporte, en plus de la description de caractères, leur évaluation quantitative, quand elle est possible. J'ai déterminé la taille et le nombre des divers éléments, la masse de matière vivante rapportée aux unités qui paraissent susceptibles de fournir une indication biologique essentielle, l'unité de surface couverte par la colonie et l'unité de volume occupée par elle. Ces études ont fait apparaître un certain nombre de caractéristiques de l'*H. triquetrum*. C'est entre certaines limites que la variation de masse peut se produire; il y a une masse maxima et une masse minima qui sont possibles par unité de surface. Comme toujours, les faits recueillis par la biométrie présentent un double intérêt. Les uns, rencontrés par l'étude d'une seule espèce, établissent la variation qu'une espèce donnée peut présenter dans la nature; cette variation possible apparaît très différente suivant les tests qu'on a choisis : la biométrie met en relief ce qu'il y a de plus variable, c'est-à-dire les caractères de forme, ou, ce qui l'est le moins, d'ordinaire les caractères de masse. Les autres faits ressortent de la comparaison avec des espèces voisines, dont la biologie est à peu près la même: leur recherche sert en quelque sorte d'introduction à l'étude physiologique des diverses espèces.

* *

Le but que je me proposais surtout, c'était l'étude physiologique de l'*H. triquetrum*, étude que je voulais pousser dans son détail, pour rechercher le lien qui réunit les caractères morphologiques et les caractères écologiques de l'espèce. J'ai donc tenté de garder, dans l'exposé des expériences de laboratoire, le contact constant avec les phénomènes qui se produisent dans la nature et y déterminent les caractères biologiques de l'espèce.

Le fait physiologique essentiel dans les stations où se développe l'*H. triquetrum*, c'est la variation de teneur en eau

qui se réalise sous l'action des facteurs climatériques. Ce sont donc, d'abord, les relations entre la Mousse vivante et l'eau sur lesquelles j'ai porté mon attention.

Mais on ne saurait établir une limite précise entre l'eau dont la Mousse s'imbibe et celle que, de par sa forme, elle retient à son contact. Rendant plus délicate l'étude de la liaison de la Mousse avec l'eau, cette constatation amène à définir, à côté de la notion de teneur en eau qui garde son sens ordinaire, la notion de « charge aqueuse » : j'appelle ainsi le poids global de l'eau retenu par la plante intérieurement et extérieurement, rapporté à 100 parties sèches.

Une étude faite au laboratoire m'a montré que les échanges entre la Mousse et le milieu ne sont nullement un processus de nature biologique ; l'acquisition de l'eau par la plante ne correspond jamais à la satisfaction de ce qu'un examen superficiel ferait appeler un besoin d'eau. Les forces qui régissent les échanges sont exclusivement physico-chimiques. L'eau extérieure à la plante est maintenue par des forces capillaires, abandonne la plante suivant les lois physiques de la vaporisation. L'eau intérieure à la plante satisfait une affinité pour l'eau que présente la substance vivante par son protoplasme, par ses membranes. Cette affinité est de même nature que l'affinité pour l'eau présentée par les substances inertes. Imprégnée d'eau, la Mousse a une tension de vapeur, tout comme une solution ou mieux comme un corps imbibé. Capillarité, imbibition et tensions de vapeurs, voilà les forces qui règlent les mouvements de l'eau entre la plante et le milieu extérieur et permettent les hydratations et dessiccations successives.

Fort de cette constatation, je suis passé du domaine de l'expérimentation à celui de l'observation, et j'ai observé les mouvements d'eau réalisés pour la plante, dans ses stations naturelles. J'ai suivi cette variation aux diverses époques de l'année et pour diverses formes de croissance. Cette étude me semblait d'autant plus intéressante qu'il est malaisé d'imager, *a priori*, ce que peut être cette variation et qu'il s'agit là d'une espèce qui ne présente pas de dispositifs adaptatifs indiscutables, tels que le reploiement des feuilles. Ainsi j'ai

établi comment, pendant de longues périodes, la teneur en eau tombe à des valeurs basses.

J'ai mis en relation ces variations avec celles qui se produisent dans le milieu et qui les expliquent, c'est-à-dire les variations climatériques. J'ai montré l'influence des conditions hygrométriques de l'atmosphère sur la vitesse de dessiccation des Mousses et l'importance relative des précipitations atmosphériques, de la rosée, des variations de tension de vapeur de l'atmosphère, pour l'augmentation de la teneur en eau ou de la charge aqueuse. J'ai pu établir en particulier que l'absorption de la vapeur d'eau de l'air, souvent indiquée *a priori* comme un phénomène biologique important chez les Mousses, se produit, mais rarement, et que son efficacité, dans la vie de la plante, est à peu près négligeable.

* * *

En effet, j'ai essayé ensuite d'analyser l'action produite par les variations de teneur en eau sur la vie de la plante, en déterminant l'action qu'elles exercent sur les diverses fonctions. Respiration et photosynthèse dépendent du degré d'imbibition de la Mousse, dans leur intensité et dans leur nature. L'intensité respiratoire, nulle pour les teneurs en eau faibles, s'élève jusqu'à atteindre son maximum par gramme sec pour 150 d'eau p. 100 secs environ ; l'intensité assimilatoire, nulle également pour les faibles teneurs en eau, croît tant que peut croître la teneur en eau de la Mousse. Ainsi toute diminution d'hydratation abaisse d'abord l'assimilation sans toucher à la respiration. L'assimilation est là aussi une fonction plus fragile, comme l'ont montré BONNIER et MANGIN. Si l'on envisage l'eau comme constituant de la matière vivante, j'ai montré que son rendement fonctionnel peut être exprimé clairement en introduisant la notion de « rendement hydrobiotique ».

Mais la variation produite par l'action de l'eau cesse d'être purement quantitative pour devenir qualitative ; des recherches délicates ont établi que l'anhydrobiose de l'*H. triquetrum* s'accompagne d'anaérobiose. Vraisemblablement, dans

les tissus desséchés, l'activité photosynthétique aboutit à l'élaboration de graisses.

J'ai songé à comparer, au point de vue de leurs activités respiratoires et assimilatoires, les diverses formes de croissance. Les étudier dans leurs stations, dans les conditions absolument particulières de la durée d'une expérience, était sans signification ; suivre leur variation au cours de l'an était impossible ; c'est donc au laboratoire que j'ai comparé l'activité de formes de croissance différentes développées dans la nature ; l'étude de leur respiration, phénomène physiologique relativement régulier, m'a montré que, placées dans les mêmes conditions, aux erreurs d'expérience près, les diverses formes de croissance ont une intensité respiratoire égale.

J'avais fait précéder ces études physiologiques d'une recherche indispensable, étudiant l'action des autres facteurs externes ou internes sur les fonctions que j'étudiais. Déterminant, par exemple, quelles sont, au cours de l'an, les variations de l'intensité respiratoire, pour des Mousses recueillies dans la même station et placées au laboratoire dans les mêmes conditions expérimentales, je pouvais savoir quelles comparaisons m'étaient permises, quelles interdites. Certains résultats fournissent mieux qu'un simple contrôle : l'étude de l'influence de la température, indiquant l'ordre de grandeur de l'optimum, pour la photosynthèse, apporte en elle-même un résultat important.

Connaissant la respiration et l'assimilation chlorophyllienne réalisées dans des conditions données, on sait si la croissance est possible ou non, puisqu'elle exige que le carbone absorbé soit en excès sur le carbone émis. Mais l'augmentation de la masse sèche n'est pas la croissance. J'ai montré que ces deux phénomènes ont leurs exigences propres : l'augmentation de masse peut être réalisée sans croissance, même pour des teneurs en eau inférieures à la saturation, tandis que la formation de tissus nouveaux, l'organisation des matériaux fournis par la photosynthèse, la croissance en somme (que cette croissance s'effectue directement ou au dépens de matériaux mis en réserve préalablement) n'est possible qu'à saturation d'eau.

Quant à la forme suivant laquelle se réalise la croissance, elle est sous l'influence des facteurs externes. L'eau elle-même, par le rythme des alternances de sécheresse et d'humidité, la lumière aussi par la variation de l'irradiation, sont au premier rang de ces facteurs morphogènes. En ceci, l'étude physiologique de l'*H. triquetrum* rejoint son étude morphologique, puisqu'elle montre les liens étroits qui existent entre la présence d'une forme déterminée de l'espèce en une station et la réalisation de certains groupes de conditions de milieu que l'on peut définir. On peut tenter, pour une espèce déterminée, de représenter la répartition des formes de croissance en fonction des caractères hygrométriques et radiométriques des diverses stations. J'ai essayé d'une telle représentation à propos de l'*H. triquetrum*, et j'ai obtenu une esquisse grossière encore, mais assez parlante, de ce qu'on peut réaliser dans cette voie.

Ainsi, j'étais naturellement amené à une étude écologique globale de l'espèce considérée. Sa répartition en latitude s'explique par ses caractères physiologiques : elle manque en France, dans la région méditerranéenne, dont elle ne peut supporter les températures élevées ; elle vit et prospère jusqu'au voisinage des terres arctiques, car son optimum de température est assez bas. Là où la température lui permet de vivre, ce sont les autres facteurs qui limitent, arrêtent son développement. L'eau y joue un rôle essentiel. J'ai pu faire l'étude d'un cas (facies de dunes) où elle apparaît nettement comme le facteur écologique réglant seul la distribution de l'espèce.

* * *

Le profit qu'il y avait à tirer d'une telle recherche aurait certainement été incomplet si je m'étais borné à l'objet sur lequel elle s'exerce.

Un fait morphologique, établi pour une espèce, suggère naturellement la comparaison avec les autres espèces du même groupe botanique ou biologique. Le rapport entre les masses des membranes et du protoplasme, chez les Muscinaées, pourrait fournir, tant au point de vue physiologique qu'au point

de vue morphologique, un test important. Sa détermination compléterait peut-être utilement les recherches de AMANN sur les tailles cellulaires, définies par ses indices cellulaires.

C'est surtout dans le domaine physiologique que les essais de généralisation doivent être le plus féconds. Maints résultats relatifs aux phénomènes respiratoires de l'*H. triquetrum* sont valables pour d'autres espèces. J'ai constaté, par exemple, que l'anaérobiose des tissus secs existe également chez le *Mnium undulatum*. J'ai, d'autre part, mis en évidence ce fait curieux que le « sol épiphyte », l'enduit terreux qui recouvre les parties aériennes de l'*H. triquetrum*, joue un rôle très important dans les échanges respiratoires de la plante et sans doute aussi dans leur nutrition saline. Il est vraisemblable qu'il n'est pas spécial à l'*H. triquetrum* et qu'on peut trouver ainsi une explication à des problèmes encore assez obscurs de la physiologie des Mousses aériennes.

* *

La Biologie générale elle-même retire de cette étude quelques indications.

L'adaptation morphologique apparaît souvent comme la réalisation de dispositifs « avantageux » pour l'être qui s'adapte. Nous avons eu l'occasion, en étudiant les modifications subies par l'*H. triquetrum* dans son adaptation aux milieux secs, de voir que cette interprétation ne convient point toujours également.

On le vérifie aisément en ce qui concerne les dispositifs adaptatifs. Tandis que le caractère qui semble le plus favorable à la conservation de l'eau par l'*H. triquetrum* est le développement de la gaine dont la feuille entoure la tige, ce sont précisément les formes vivant dans les milieux les plus secs, celles qui, par conséquent, « devraient » présenter les adaptations permettant de conserver le plus longtemps l'eau reçue par la plante, qui se trouvent ne point avoir de gaines foliaires. Mais, par contre, l'espacement des insertions foliaires y est aussi moins grand, lequel caractère est favorable à la conservation de l'eau par la plante.

On pourra penser que l'interprétation de l'utilité d'un caractère pris isolément est chose arbitraire et contrôler expérimentalement les faits bruts de l'adaptation. Quand j'ai déterminé la quantité d'eau que peuvent retenir, comme charge aqueuse, les diverses formes de croissance de l'*H. triquetrum*, j'ai eu la surprise de voir que précisément c'est celle qui croît dans les conditions de sécheresse les plus prononcées qui se trouve en retenir le moins.

Ainsi, un dispositif morphologique ne saurait être interprété comme une adaptation qu'après contrôle expérimental, et même les qualités que l'esprit se croit logiquement en droit d'attendre d'une forme apparemment adaptée peuvent ne correspondre aucunement à celles que l'expérimentation leur doit reconnaître.

Quant à ce que ce travail peut fournir de renseignements sur le mécanisme de l'adaptation, voilà ceux que j'ai obtenus. Lorsqu'on modifie les conditions extérieures, l'intensité des diverses fonctions se trouve immédiatement changée et souvent différemment ; l'élévation de température augmente la respiration ; elle peut diminuer l'assimilation... Mais, si la plante croît, c'est qu'il se produit une recoordination des fonctions. Celle-ci apparaît dans la modification de la forme expérimentalement vérifiable. On peut tenter de voir quel est le nouvel état d'équilibre physiologique. J'ai fait cet essai sur un point. La comparaison des intensités respiratoires pour diverses formes de croissance a fourni, en les montrant à peu près égales, un résultat curieux ; elle mériterait d'être répétée pour d'autres fonctions ou d'autres objets.

Enfin j'ai pu constater, à tout instant, que les formes de croissance de l'*H. triquetrum* sont des variations purement actuelles. Il n'a pu être question, à aucun moment, d'envisager aucune des modifications, par rapport au type normal, comme un caractère acquis.

Une autre question de Biologie générale à laquelle mon travail a touché est celle de la reviviscence. Ce problème est posé par la comparaison des Mousses avec la majorité des végétaux. Les Mousses sont susceptibles de perdre une forte

part de l'eau qu'elles renferment, sans que la vie soit abolie. A cette anhydrobiose succède la reviviscence.

Les faits relatifs aux organismes reviviscentes ont été réunis par GIARD, qui a introduit en Biologie générale, à leur sujet, le terme « anhydrobiose ». Voici comment GIARD définit ces processus :

« Il faut distinguer, dans l'étude de la déshydratation, la déshydratation brusque qui amène dans l'organisme des perturbations considérables, et la déshydratation lente et progressive, qui est sans danger pour l'être vivant et parfois même lui est utile. La déshydratation progressive n'augmente pas les échanges respiratoires ; elle les diminue et diminue en même temps tous les phénomènes vitaux. Elle peut même aboutir à un état d'anhydrobiose ou vie latente par desséchement, dont le sommeil estival de nombreux animaux n'est qu'une variété remarquable. »

Ainsi, pour GIARD, l'anhydrobiose est le mode de vie particulier auquel conduit la déshydratation progressive poussée à la limite qu'elle peut atteindre.

Quelle précision apporter à cette notion ? Et d'abord y a-t-il anhydrobiose absolue ? L'extraction de la totalité de l'eau de la Mousse ne saurait avoir lieu par des moyens qui ne portent pas atteinte à la vie : il faut avoir recours à l'action de la chaleur, atteignant des températures supérieures à celles que peut tolérer la matière vivante : la dessiccation totale ne peut être réalisée.

Après dessiccation sur l'acide sulfurique, un lot de Mousses est capable, quand on le réhydrate, de manifester à nouveau une vie active par la respiration ou la croissance, mais il est possible d'ajouter à la Mousse desséchée une certaine quantité d'eau avant de déterminer une respiration appréciable. Il y a une marge d'hydratation dans laquelle ne se manifeste, dans l'organisme, aucune activité décelable. Le terme anhydrobiose ne saurait donc être pris dans son sens étymologique, strictement.

Mais, de plus, les indications données par GIARD ne précisent pas le rapport qui existe entre cette vie latente et la vie manifestée. Lorsqu'on retire progressivement l'eau d'un or-

ganisme, voit-on brusquement passer les diverses activités physiologiques de leur plein épanouissement à l'état d'inactivité qui les caractérise durant la vie latente? L'eau détermine-t-elle, sous la forme «tout ou rien», la manifestation des oxydations par exemple, qui, nulles à l'état d'anhydrobiose, apparaîtraient avec leur pleine intensité normale lorsque l'organisme est «hydraté»? Les textes de GIARD touchant l'anhydrobiose ne laissent pas deviner quelle était sa pensée sur ce sujet.

Les expériences que j'ai faites établissent que, depuis l'état de vie latente où les oxydations sont presque impossibles à déceler, on passe à l'état de vie manifestée par toute une série de transitions correspondant aux imbibitions intermédiaires. L'observation dans la nature, la détermination des limites entre lesquelles varient les teneurs en eau sous l'influence des facteurs climatériques font voir qu'au contraire, pour une espèce comme *H. triquetrum*, les teneurs en eau correspondant à l'anhydrobiose vraie ne peuvent être réalisées que par exception et que c'est surtout dans la région des teneurs en eau moyennes, caractérisées par une activité sans cesse variable lorsque la teneur en eau varie, que se trouvent vivre les Mousses.

Enfin la reviviscence nous est apparue comme une adaptation physiologique nécessaire à la survie de la plante, étant données les conditions écologiques. Mais elle n'est totale et parfaite que pendant un temps court; bientôt l'activité maxima de la plante se trouve diminuée; une partie des cellules meurent. La résistance à la dessiccation est ainsi variable, d'un point à l'autre de la plante. La reviviscence est presque abolie que la Mousse garde encore, dans certains îlots cellulaires de ses tiges, la faculté de croître et de se régénérer.

Anhydrobiose, reviviscence pouvaient nous sembler *a priori* des adaptations particulières, des faits anormaux en quelque sorte. Par rapport à la vie normale, ces propriétés apparaissent comme des faits d'exception, séparés d'elle par une sorte de discontinuité. L'analyse physiologique de la variation apportée aux fonctions par l'action du milieu extérieur

rieur nous a fait voir en elles les cas extrêmes d'un phénomène continu. On peut espérer qu'une étude physiologique analogue à celle que j'ai ébauchée, déterminant les marges que présentent les phénomènes biologiques, pourra éclairer d'une manière analogue maint problème de l'adaptation.

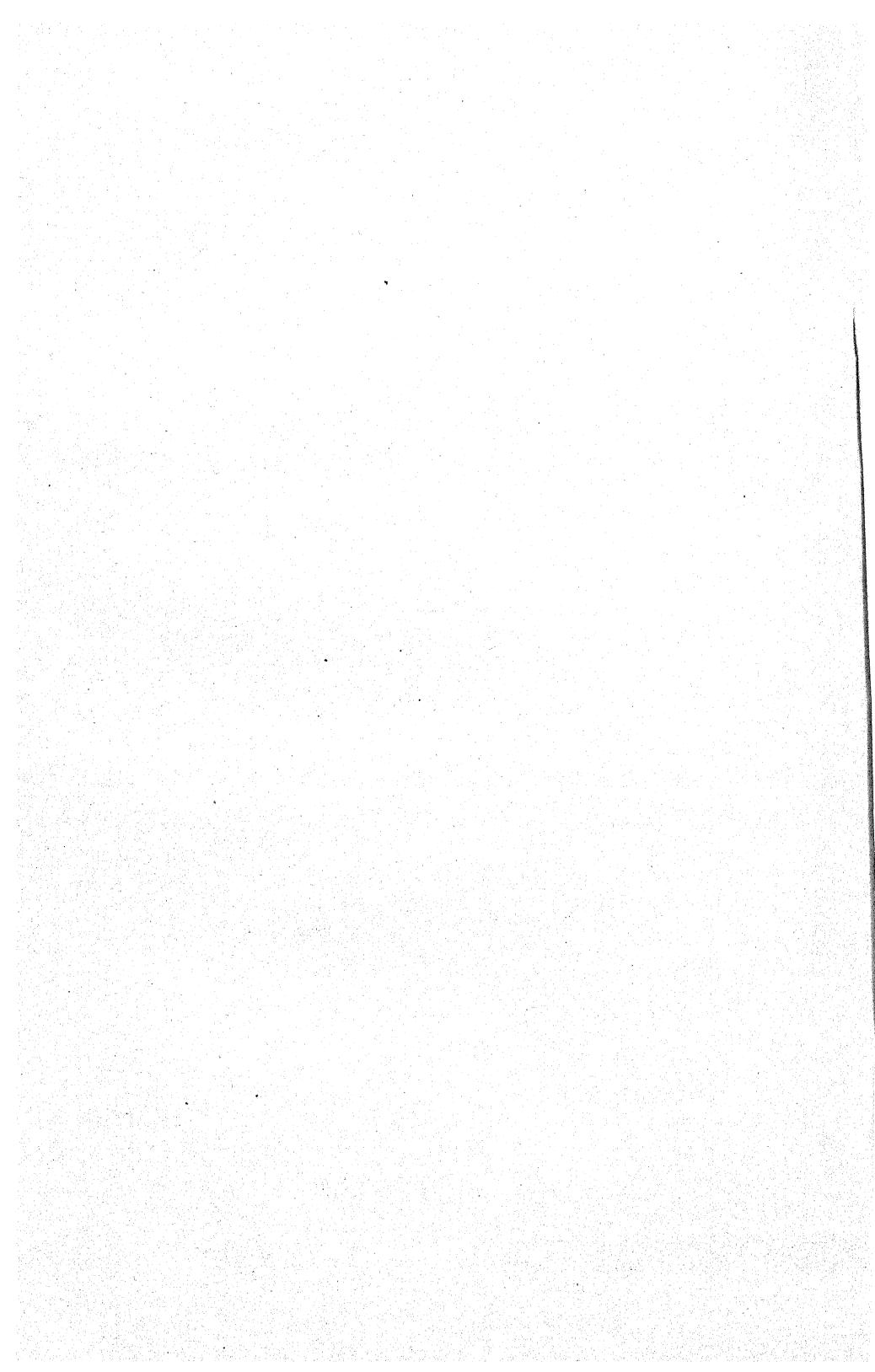
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMANN (J.). — L'indice cellulaire chez les Muscinées (*Rev. bryol.*, t. XLVIII, p. 33 et 65, 1921).
- Mousses du vignoble de Lavaux (*Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, t. I, 1922).
- Les nouvelles directions de la bryologie moderne (*Rev. bryol.*, t. XLIX, p. 17, 1922).
- ANGOT (A.). — Études sur le climat de la France (*Ann. Bureau centr. météor.*, 1897, 1900, 1902).
- *Traité élémentaire de météorologie*, Paris, 1899.
- BASTIT (E.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses (*Rev. gén. Bot.*, t. III, p. 255, 1891).
- BESCHERELLE (E.). — La flore bryologique du Japon (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e sér., t. XVII, p. 391, 1893).
- BOAS (F.). — Zur Physiologie einiger Moose (*Hedwigia*, t. LIV, p. 14, 1913).
- BONNIER (G.). — Cultures expérimentales dans les Alpes et dans les Pyrénées (*Rev. gén. Bot.*, t. II, p. 513, 1890).
- Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e sér., t. XX, p. 217, 1895).
- et MANGIN (L.). — Recherches sur la respiration et transpiration des Champignons (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e sér., t. XVII, p. 210, 1884).
- BOULAY (Abbé). — *Muscinées de France*, Paris, 1884.
- COESFELD (R.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmose (*Bot. Zeitung*, t. L, p. 152, 1892).
- CORRENS (C.). — Ueber Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämchens (*Festschr. f. Schwendener*, p. 385, 1899).
- COSTANTIN (J.). — Accommodation des plantes aux climats froid et chaud (*Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXX, p. 489, 1897).
- CULMANN (P.). — Contribution à la flore bryologique du bassin supérieur de l'Alagnon (Cantal) (*Rev. bryol.*, t. L, p. 9, 1923).
- CZAPEK (F.). — Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub und Lebermosen (*Flora*, t. LXXXVI, p. 361, 1899).
- DALMER (M.). — Ueber stärkereiche Chlorophyllkörper im Wassergewebe der Laubmose (*Flora*, t. LXXX, p. 460, 1891).
- DAVY DE VIRVILLE. — Modification de la forme et de la structure d'une Mousse (*Hypnum commutatum* Hedw.) maintenue en submersion dans l'eau (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXII, p. 168, 1921).
- Action de la lumière sur les Mousses (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXX, 1959, 1925).
- Action du milieu souterrain sur les Mousses (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXXII, p. 539, 1926).
- et DOUIN (R.). — Sur les modifications de la forme et de la structure des Hépatiques maintenus submergés (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXII, p. 1302, 1921).

- DRUDE (O.). — Licht und Wärmestrahlung als ökologische Standortsfaktoren (*Flora*, t. CXI, p. 227, 1918).
- DUCHARTRE (P.). — Recherches expérimentales sur les rapports des plantes avec la rosée et les brouillards (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 4^e sér., t. XV, p. 108, 1861).
- DUGGELI. — Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sihltales bei Einsiedeln (*Vierteljahrsschr. naturw. Ges.*, Zurich, t. XLVIII, 1903).
- EWART (A. J.). — On assimilatory Inhibition in Plants (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, t. XXXI, p. 364, 1896).
- GAIN (E.). — Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e sér., t. XX, p. 220, 1895).
- GERWIG. — Ueber die Bedeutung der Moose für die Wasservertheilung auf der Erdoberfläche (*Förster's Alg. Bauzeit.*, p. 117, 1862).
- GIARD (A.). — L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive (*C. R. Soc. biol.*, 1894; *Œuvres diverses*, t. I, 349).
- GOEBEL (K.). — Die Blattbildung der Lebermose und ihre biologische Bedeutung (*Flora*, t. LXXXII, p. 423, 1893).
- GREBE (C.). — Beobachtungen über die Schutzvorrichtungen xerophiler Laubmose gegen Trocknis (*Hedwigia*, t. I, 1912).
- Studien zur Biologie und Geographie der Laubmose (*Hedwigia*, t. LIX, p. 1, 1918).
- GRISCHOW (C.). — *Physikalischen chemischen Untersuchungen über der Atmung der Gewächse*, 1819.
- HABERLANDT (G.). — *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmose*, Berlin, 1886.
- Ueber die physiologische Funktion des Centralstranges im Laubmoosstäbchen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, t. I, p. 263, 1883).
- HOLGER RANCKEN. — *Ueber die Stärke der Bryophyten*, Helsingfors, 1914.
- HOPKINS (F. G.). — On an autoxidisable Constituent of the Cell (*Biochem. Journ.*, t. XV, p. 286, 1921).
- HOOKER (W. J.) et TAYLOR. — *Muscologia Britannica*, 1827 (2^e édition).
- HUSNOT (T.). — *Muscologia Gallica*, Paris, 1884.
- IRMSCHER (E.). — Ueber die Resistenz der Laubmose gegen Austrocknung und Kälte (*Jahrb. wiss. Bot.*, t. L, p. 387, 1912).
- JÖNSSON (B.). — Recherches sur la respiration et l'assimilation des Muscinées (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXIX, p. 440, 1894).
- et OLIN (E.). — Iakttagser öfver tillväxtriktningen hos Mossorna (*Lunds Univers. Arsskr.*, t. XXXIV, p. 1, 1898).
- KANITZ (A.). — *Die Biochemie in Einzeldarstellungen. Temperatur und Lebensvorgänge*, Berlin, 1915.
- KERNER VON MARILAUN. — *Pflanzenleben*, Leipzig, 1888.
- KLINGGRAEF (H. von). — *Leber und Laubmose West- und Ostpreussens*, 1892.
- LESQUEREUX. — *Untersuchung über die Torfmoose im Allgemeinen*, 1847.
- LIMPRICH. — *In COHN's, Kryptogamen-Flora von Schlesien*, Breslau, 1876.
- *In RABENHORST, Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz.*, Leipzig, 1904.
- LORCH (W.). — Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmose (*Flora*, t. LXXXIII, p. 424, 1894).

- LORENTZ (P. G.). — *Beiträge zur Biologie und Geographie der Laubmoose*, 1860.
- LUBIMENKO (W.). — Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien (*Rev. gén. Bot.*, t. XVII, p. 384, 1905).
- MAHEU (J.). — Contribution à l'étude de la Flore souterraine de France (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9^e sér., t. III, p. 1, 1906).
- Régénération du *Barbula muralis*, après quatorze ans de sécheresse par protonémases foliaires primaires propagulifères et protonémases secondaires bulbigènes (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LXIX, p. 330, 1922).
- MASON. — Preliminary notes on the carbohydrates of the Musci (*Sc. Proc. Dublin. Soc.*, t. XV, p. 43, 1916).
- MATRUCHOT (L.). — *Recherches sur le développement de quelques Mucedinées*, Paris, 1892.
- MAYER (A.) et PLANTEFOL (L.). — Équilibre des constituants cellulaires et intensité des oxydations de la cellule. Imbibition et oxydation. Cas des plantes reviviscentes (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 1385, 1924).
- Sur les échanges d'eau des Mousses avec l'atmosphère (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXIX, p. 204, 1924).
- Recherches sur l'hydratation des Mousses par la vapeur d'eau (*Ann. de Physiol.*, t. I, p. 64, 1925).
- Équilibre des constituants cellulaires et forme des oxydations de la cellule. Imbibition et types respiratoires chez les plantes reviviscentes (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXXI, p. 131, 1924).
- Hydratation et respiration chez les Mousses (*Ann. de Physiol.*, t. I, p. 239, 1925).
- Hydratation et respiration chez les Mousses (II). Hydratation et nature des phénomènes respiratoires (*Ann. de Physiol.*, t. I, p. 394, 1925).
- Influence des électrolytes du milieu sur les échanges gazeux des Mousses (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXI, p. 1094, 1925).
- et WURMSER (R.). — Étude calorimétrique de l'hydratation des Mousses (*Ann. de Physiol.*, t. I, p. 233, 1925).
- MOLLIARD (M.). — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Rev. gén. Bot.*, t. XIX, p. 241, 1907).
- MÜLLER (A.). — Die Assimilationsgrösse bei Zucker- und Stärkeblättern (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XL, p. 443, 1904).
- MÜLLER (K.). — Untersuchung über Wasseraufnahme durch Moose und verschiedene andere Pflanzen und Pflanzenteile (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XLVI, 587, 1909).
- NECKER. — *Physiologia muscorum*, 1774.
- OLTMANNS. — Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihre Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden (*COHN's Beitr. z. Biol.*, t. IV, p. 1, 1887).
- PLANTEFOL (L.). — Le problème écologique pour l'*Hypnum triquetrum* L. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXIX, p. 1076, 1924).
- La technique des analyses d'air avec l'appareil de Laulané (*Bull. Soc. Chim. biol.*, t. VII, p. 590, 1925).
- Appareil pour le dosage de l'acide carbonique et de l'oxygène de l'air (modification de l'appareil de Laulané) (*Bull. Soc. chim. biol.*, t. VII, p. 638, 1925).
- Sur les formes de croissance de l'*Hypnum triquetrum* L. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXI, p. 929, 1925).

- PRINGSHEIM (E. G.). — Physiologische Studien an Moosen. I. Die Reinkultur von *Leptobryum piriforme* (*Jahr. f. wiss. Bot.*, t. LX, p. 499, 1921).
- QUELLE (F.). — Moosvegetation von Göttingen (*Mitt. d. Thuring. Bot. Ver.*, 1904).
- Die Organismenspezies als Kurve. An den Moosen dargestellt. (*Bryol. Zeitschr.*, 1918).
- RABAUD (E.). — *Éléments de biologie générale*, Paris, 1920.
- *L'adaptation et l'évolution*, Paris, 1922.
- ROSÉ (E.). — Énergie assimilatrice chez les plantes cultivées sous différents éclairements (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 9^e sér., t. XVII, p. 1, 1913).
- ROSTOCK (R.). — *Ueber Aufnahme und Leitung Wassers in der Laubmoos-pflanze*, Erfurt, 1902.
- SAPOSCHNIKOFF (W.). — Ueber die Grenzen der Anhäufung der Kohlenhydrate in den Blättern der Weinrebe und anderer Pflanzen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, t. IX, p. 293, 1891).
- SCHIFFNER (V.). — Beobachtungen über Nematoden-Gallen bei Laubmoosen (*Hedwigia*, t. XLIV, p. 218, 1905).
- SCHIMPER (W.). — *Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses*, Strasbourg, 1848.
- *Synopsis Muscorum europaeorum*, Stuttgard, 1876.
- SCHOENAU (K. VON). — Zur Verzweigung der Laubmose (*Hedwigia*, t. LI, p. 1, 1912).
- SCHRÖDER (G.). — Ueber die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen (*Unters. d. Bot. Inst. z. Tübingen*, t. II, p. 1, 1886).
- SERVETTAZ (C.). — Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des Mousses en milieux stérilisés (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 9^e sér., t. XVII, p. 411, 1913).
- STEINBRINCK. — Zur Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen (*Ber. d. d. Bot. Ges.*, t. XVII, p. 170, 1899).
- Ueber Schrumpfungs-und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen (*Biol. Centralbl.*, t. XXVI, p. 657, 1906).
- TERBY (M^{lle} J.). — Étude sur la reviviscence des Végétaux (*Rec. Inst. Bot. Leo Errera*, t. X, p. 219, 1922).
- VAISEY REYNOLDS. — On the absorption of water and its relation to the constitution of the cellwall in Mosses (*Ann. of Bot.*, t. I, p. 147, 1887).
- WALTER (H.). — Protoplasma und Membranquellung bei Plasmolyse (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. LXVI, p. 145, 1923).
- Plasmaquellung und Wachstum (*Zeitschr. f. Bot.*, t. XVI, p. 353, 1924).
- Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung (*Naturw. und Landw.*, 1925).
- WIESNER (J.). — *Der Lichtgenuss der Pflanzen*, Leipzig, 1907.
- WILLSTATER (R.). et STOLL (A.). — *Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure*, Berlin, 1918.
- WINCKLER (L. W.). — Die Löslichkeit der Gase in Wasser (*Ber. d. d. chem. Ges.*, t. XXIV, p. 3602, 1891).



EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

1. Un brin de la forme type.
2. Le développement des rameaux dans la forme type.
3. Un rejet sur un axe de la forme type.
4. Forme de croissance n° 5. (Station sèche et peu lumineuse.)
5. Forme de croissance n° 2. (Station très exposée, forte lumière, humidité moyenne.)

PLANCHE II

6. Forme de croissance n° 1. (Station très humide, lumière moyenne.)
7. Forme de croissance n° 3. (Station humide et peu lumineuse.)
- 8 et 9. — Forme de croissance n° 4. (Station très sèche, lumière moyenne.)

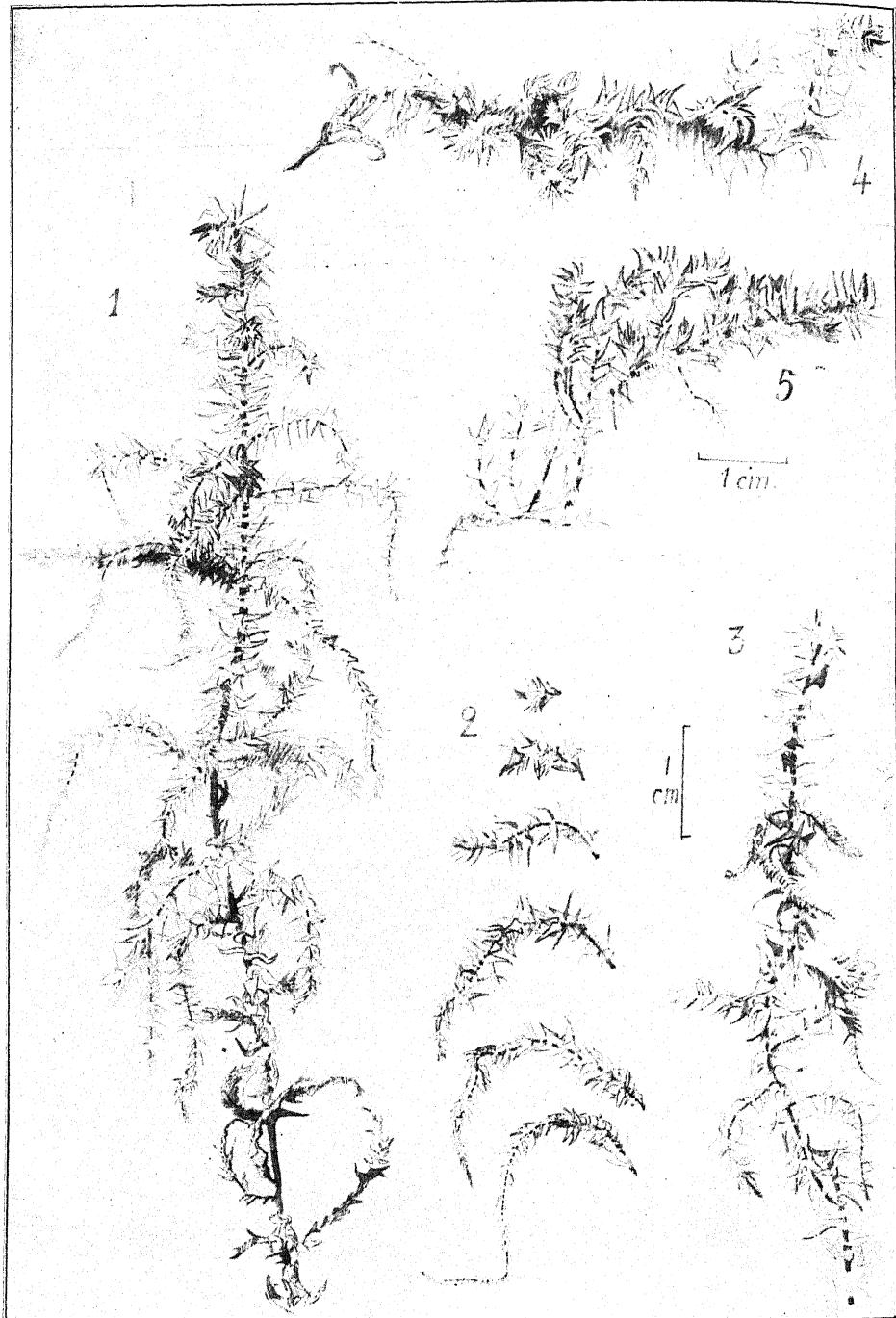
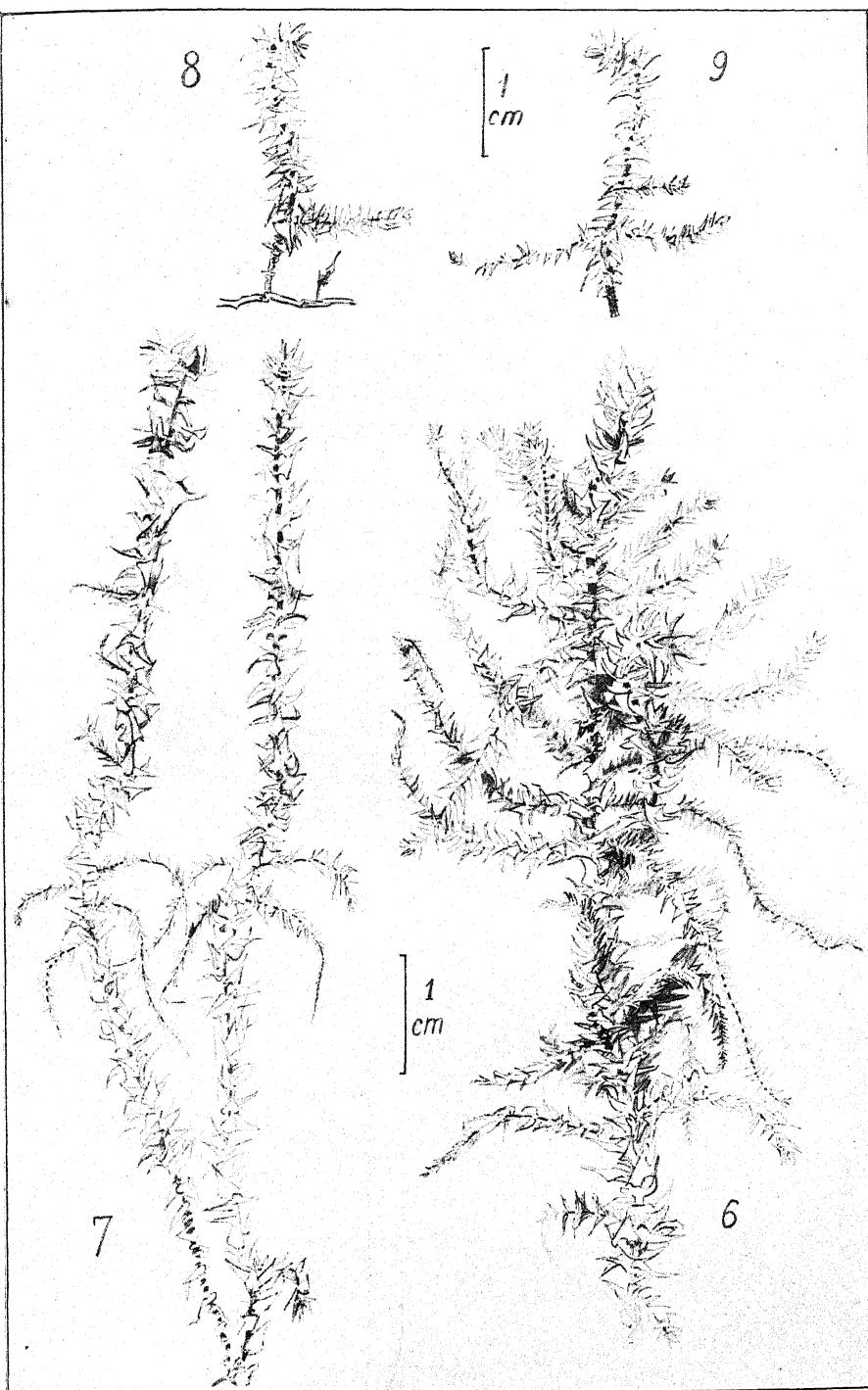


PLANCHE I



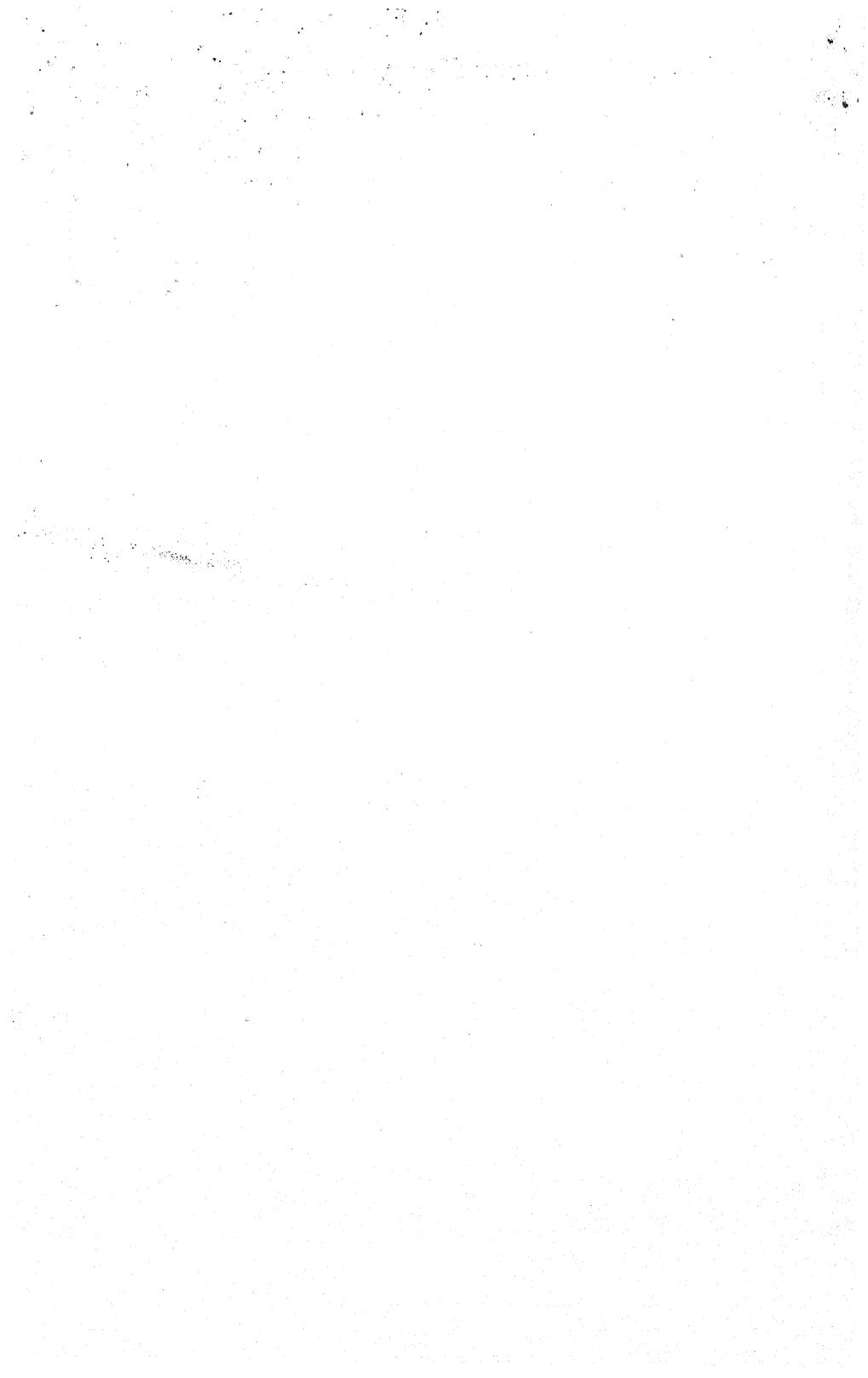


TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION	1
--------------------	---

PREMIÈRE PARTIE

*Les différentes formes biologiques de l'*H. triquetrum*.*

CHAPITRE PREMIER. — Généralités.....	8
CHAPITRE II. — Déterminations biométriques.....	42
CHAPITRE III. — Les formes de croissance de l' <i>H. triquetrum</i>	43
CHAPITRE IV. — Relation entre les formes de croissance et les facteurs externes.....	52

DEUXIÈME PARTIE

Teneurs en eau et échanges d'eau de la Mousse dans les conditions expérimentales et dans le milieu naturel de la plante.

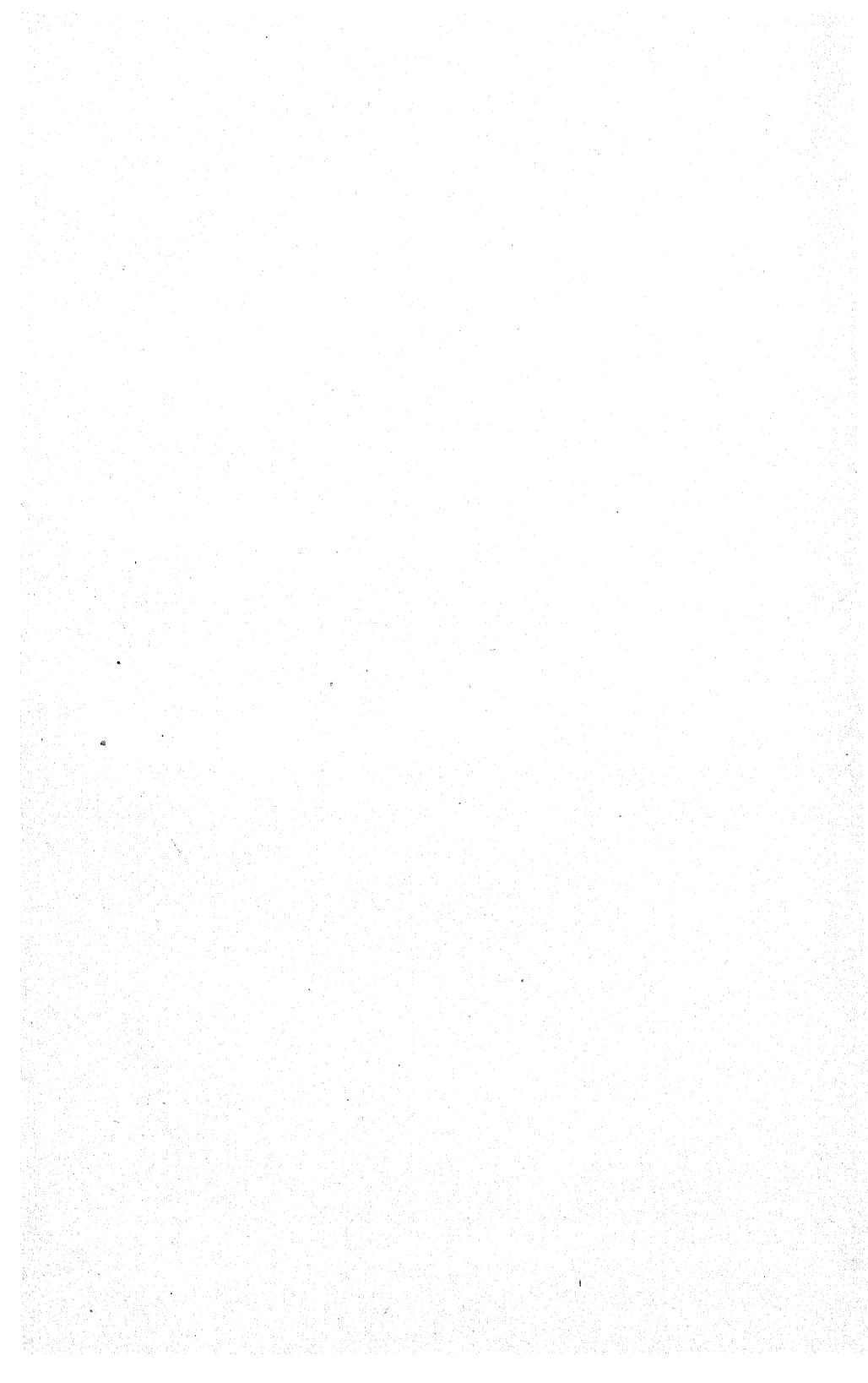
PREMIÈRE SECTION. — LES ÉCHANGES D'EAU DES MOUSSES.....	66
I. — Recherches sur les échanges d'eau avec l'atmosphère.....	66
CHAPITRE PREMIER. — L'état d'équilibre.....	67
CHAPITRE II. — Vitesse de mise en équilibre des Mousses avec l'atmosphère.....	91
II. — Recherches sur les échanges entre la Mousse et l'eau à l'état liquide.	108
CHAPITRE PREMIER. — La teneur en eau de la Mousse.....	110
CHAPITRE II. — L'eau retenue par capillarité par la Mousse	131

DEUXIÈME SECTION. — LES TENEURS EN EAU DES MOUSSES DANS LA NATURE ET LEURS VARIATIONS	150
---	-----

TROISIÈME PARTIE

*Action de la variation des teneurs en eau sur les principales fonctions physiologiques de l'*H. triquetrum*.*

CHAPITRE PREMIER. — La respiration de l' <i>H. triquetrum</i> . Sa variation en fonction de la teneur en eau.....	184
CHAPITRE II. — L'assimilation chlorophyllienne de l' <i>H. triquetrum</i> . Sa variation en fonction de la teneur en eau.....	214
CHAPITRE III. — La croissance chez l' <i>H. triquetrum</i> en fonction de la teneur en eau. Les caractères écologiques de l' <i>H. triquetrum</i> .	235
CONCLUSION	249
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	260
EXPLICATION DES PLANCHES	265



RECHERCHES
SUR LES
**RELATIONS DU PIN SYLVESTRE
ET DU BOLET GRANULÉ**

Par J. COSTANTIN et L. DUFOUR

Les expériences dont nous allons donner les résultats ont été commencées en 1924 ; elles nous ont été suggérées par des remarques faites au cours de l'automne 1923 (1). La saison mycologique était cette année-là tout à fait favorable ; partout les « ronds de sorcières (2) » abondaient, même pour les espèces qui ne croissent pas ainsi ordinairement (*Tricholoma nudum*, etc.). On remarquait, au pied des Pins sylvestres, un aspect inusité résultant du groupement des fructifications de *Boletus granulatus*, qui, pour un très grand nombre de ces arbres et partout dans la forêt de Fontainebleau, figuraient des étoiles s'irradiant à partir de la base des troncs. On pourrait appeler « étoiles de sorcières » ces dessins de chapeaux apparaissant au-dessus du sol, suivant des lignes qui correspondaient aux racines des Pins.

La publication des travaux de M. Melin parus à cette époque (1917 à 1922) donnait la clef du fait qui vient d'être rapporté. Si les Bolets (*Boletus luteus*, *B. elegans*, etc.) sont des Champignons qui forment des mycorhizes avec les racines des Conifères (*Pinus sylvestris*, *Larix europaea*, etc.), il n'est pas étonnant que leurs fructifications dessinent au-dessus

(1) COSTANTIN, *Rev. scientif.*, 61^e année, n° 23, p. 733-737, 9 fig., 8 déc. 1923.

(2) Il s'agit là simplement de cercles de chapeaux, sans accélération du développement de l'herbe.

du sol les racines dans lesquelles se trouve leur mycélium.

En 1921, M. Romell avait d'ailleurs fait une observation en accord avec celle citée plus haut. Sur la côte de Suède, à Kristenberg, il avait vu partout des « étoiles de sorcières » dessinées aux pieds de jeunes plantations de *Pinus montana*; seulement, l'espèce fongique était différente, il s'agissait du *Boletus luteus*. Dans les autres districts où le Pin manquait, le Champignon précédent était absent. Une enquête étendue, faite en Suède, a établi le lien (en d'autres points) de ce dernier Bolet avec le *Pinus sylvestris* et le *Pinus austriaca*.

Les observations de M. Romell laissaient espérer qu'en opérant des ensemencements de Bolet parmi les germinations de Pins on arriverait à obtenir des fructifications du Champignon.

C'était là une façon d'aborder le problème si vainement cherché jusqu'ici de la culture du Cèpe. Il est évident que, si l'on parvenait à obtenir, en suivant une technique précise, le *Boletus granulatus*, cela pourrait donner l'espoir de réussir un jour avec le *Boletus edulis*.

Il est à remarquer que l'idée directrice qui nous guidait s'éloignait des conceptions de M. Melin, puisque, à cette époque, il envisageait seulement le *Boletus luteus* comme vivant en symbiose avec le *Pinus sylvestris*; mais les observations faites sur le terrain, à Fontainebleau, avaient une telle précision et une telle amplitude que nous n'hésitâmes pas un instant sur l'espèce fongique à choisir pour nos expériences dans la région de Fontainebleau (1).

Nous nous sommes mis en campagne en octobre 1923 pour nous procurer le mycélium du Bolet granulé; après l'avoir obtenu, nous avons entretenu pendant l'hiver, par des repiquages, ces cultures de blanc stérilisé, de manière à pouvoir faire une ensemencement au printemps 1924.

(1) Depuis cette époque, M. Melin a confirmé la justesse de notre prévision en établissant, par des cultures aseptiques, que le *Boletus granulatus* peut aussi former des mycorhizes avec le Pin sylvestre. J'ajouterai même qu'en 1925 il a placé le Bolet granulé avant le *Boletus luteus* en dressant la liste des symbiotes du Pin sylvestre.

Il est à remarquer qu'à Fontainebleau, les bonnes années, les *Boletus luteus* et *granulatus* peuvent se trouver mélangés sous les Pins.

I. EXPÉRIENCE EN PLEINE TERRE. — Vers le début d'avril 1924, une plate-bande du jardin du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau fut ensemencée avec des graines de *Pinus sylvestris*, suivant quatre lignes. La plate-bande mesurait 1 mètre de large; le terrain était très sablonneux et l'humus y faisait défaut.

Le 8 juin 1924, nous divisâmes la planche en deux parties

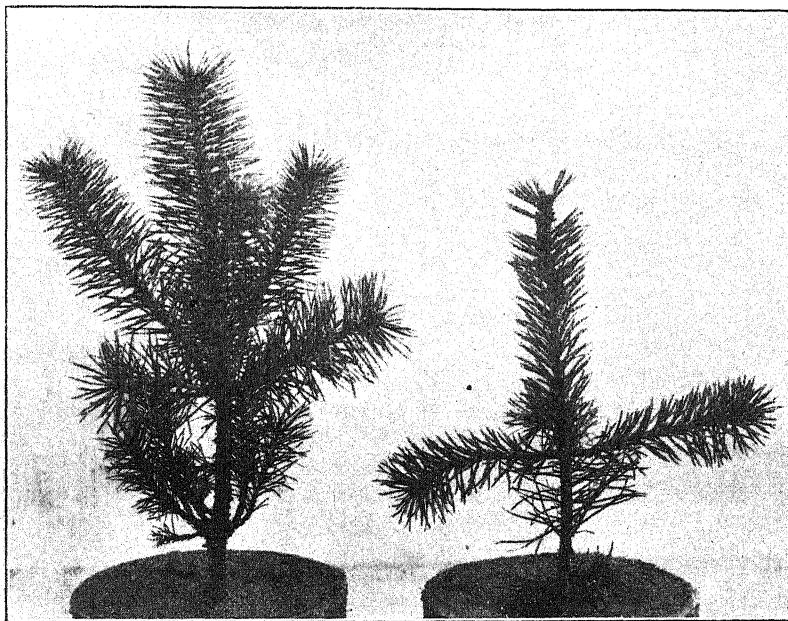


Fig. 1 et 2. — Pins sylvestres : 1, à gauche, avec mycélium de *Boletus granulatus* ;
2, à droite, sans mise.

en arrachant les germinations développées sur une largeur de 50 centimètres, de manière à avoir deux rectangles de jeunes Pins, l'un de 1^m,60 de long, l'autre de 3^m,20. Ce fut le plus grand rectangle qui fut ensemencé avec nos mises de blanc pur de *Boletus granulatus*, à raison de deux mises par germination de Pin.

Nous désignerons la partie à mycélium par le symbole A (avec Champignon) et le rectangle resté vierge par S (sans Champignon).

Nous insistons sur un point : c'est que la surface sans mycélium était formée d'une terre qui n'avait pas été prise

au-dessous des Pins qui poussaient dans la réserve forestière du laboratoire ou dans la forêt voisine.

Le 2 juin 1925, on a procédé à un nouvel ensemencement du Champignon pour les pieds de *Pinus sylvestris*.

Déjà, à cette époque, on remarquait une différence notable dans la taille des *Pinus sylvestris*. Ceux qui avaient été ensemencés de mycélium de *Boletus granulatus*, le 8 juin 1924, étaient *plus grands*.

Un nouvel examen des *Pinus sylvestris* de pleine terre a été fait le 6 octobre 1926. Les différences qui s'accusaient déjà en 1925 étaient devenues plus nettes en 1926.

Les cinquante-huit pieds développés sur la partie qui avait reçu l'inoculation du *Boletus granulatus* à deux reprises se classaient de la manière suivante en trois catégories :

Les plus grands mesuraient	50,	50,	52 centimètres.
Les moyens	—	43, 46, 37	—
Les plus petits	—	27, 24, 19	— (fig. 1).

Si l'on passe à l'examen du rectangle qui n'a reçu aucun mycélium, on trouve vingt pieds seulement, mais la surface était *plus petite*. On pouvait les classer en trois catégories :

Les plus grands mesuraient	39,	33,	37 centimètres.
Les moyens	—	24, 29, 28	—
Les plus petits	—	19, 19, 20	— (fig. 2).

Les surfaces des deux rectangles étaient inégales. Le semis avait été fait dans les deux cas suivant quatre lignes et avec à peu près la même densité. Si le deuxième rectangle était agrandi de façon à occuper une surface égale au premier, il faudrait doubler la longueur ; on compterait donc sur ce rectangle quarante pieds seulement au lieu de cinquante-huit sur le premier. Il semble donc que la prospérité du premier rectangle a été plus grande, puisque dix-huit pieds de plus y sont vivants (cinquante-huit au lieu de quarante).

Une certaine déchéance se manifestait dans le second rectangle, et ceci s'accusait surtout sur le bord qui était le plus éloigné du premier rectangle (1). Le 10 octobre 1926, un

(1) Nous aurions dû évidemment mettre un espace beaucoup plus grand entre les deux rectangles, afin de n'avoir pas à redouter la propagation du

pied même était malingre, à feuilles desséchées, et il périlait.

L'examen des racines nous a appris qu'il y avait des mycorhizes dans les deux cas. Dans la première surface, l'action du mycélium de *Boletus granulatus* a été manifestement bienfaisante. L'apparition spontanée de mycorhizes dans un terrain sablonneux est intéressante. Cela ne doit pas surprendre, car l'expérience a duré trois campagnes végétatives. On conçoit aisément que le sol se contamine au voisinage d'une grande forêt comme la forêt de Fontainebleau. A quels Champignons est due cette contamination? Vraisemblablement à d'autres Basidiomycètes que les Bolets. Les recherches si heureusement et si habilement poursuivies par M. Melin le conduisent, à l'heure présente, à admettre que le Pin sylvestre peut entrer aussi en symbiose (en plus des Bolets) avec l'*Amanita muscaria*, le *Cortinarius mucosus*, le *Lactarius deliciosus*, le *Russula fragilis*. Il envisage même comme très probable que d'autres espèces des genres mentionnés ci-dessus peuvent se substituer aux précédentes, peut-être même aussi des Tricholomes. Comme tous les types précédents abondent au voisinage dans la forêt, il n'est pas du tout invraisemblable qu'un ensemencement spontané dû au hasard ait pu se réaliser.

On peut se demander alors ce que devient la notion de symbiose dans ces conditions? Le résultat de notre expérience peut être considéré comme donnant une réponse à cette question, et nous sommes en parfait accord avec M. Melin sur ce point : c'est que le mycélium des Bolets (et pour nous le Bolet granulé) est supérieur à celui des autres espèces. Dans le mémoire qu'il vient de publier en 1925, M. Melin montre que le mycélium mycorhizique ne fixe pas l'azote libre de l'atmosphère. Des cultures aseptiques où l'azote est fourni par du chlorhydrate d'ammoniaque se développent aussi bien sans Champignon qu'avec ; des cultures faites en prenant de l'acide nucléique ou des peptones comme source d'azote ne se développent bien que s'il y a symbiose. Dans

mycélium de l'un à l'autre. Mais l'expérience était commencée, et, comme elle devait durer trois années, nous n'avons pas cru devoir la supprimer.

ce dernier cas, la présence d'ammoniaque est vérifiée (1). Les mycorhizes seraient donc les appareils assimilateurs d'azote des arbres.

Un autre point découle de notre première expérience, c'est que la proportion des pieds de Pins sylvestres développés avec un mycélium de *Boletus granulatus* est plus grande qu'avec un ensemencement livré au hasard (2). Il faudra évidemment renouveler ces essais sur des aires plus vastes et les multiplier beaucoup pour savoir si ces résultats se confirment. S'il en était ainsi, ce point aurait peut-être une certaine importance pour la régénération des forêts, problème qui n'est pas sans présenter de grandes difficultés dans certains cas, bien que lié à la prospérité de grandes contrées.

Quand nous avons commencé ces recherches, nous envisagions surtout la reproduction du Bolet, qui est une grosse question au point de vue mycologique. Nous avons été jusqu'ici très déçus. Le fait signalé plus haut par M. Romell que le *Boletus luteus* apparaît dans les « jeunes plantations » de *Pinus montana* semble indiquer que ce serait un tort de se décourager.

D'ailleurs, un résultat publié récemment par M. Hammarlund prouve qu'on peut réussir. Il a expérimenté, il est vrai, sur le Mélèze qu'il a ensemencé avec le *Boletus elegans*. Au bout de trois ans, il annonce que, sur douze pots ensemencés (dix autres pots servant de témoins), il a obtenu des *Boletus elegans* sur deux d'entre eux. Ce fait donne donc beaucoup d'espérance pour la question de l'élevage des Bolets. La patience est de règle dans ce genre d'essais.

(1) Ceci est en complet accord avec les recherches de M. Molliard, sur le rôle des Champignons dans les « ronds de sorcières » (*Marasmius oreades*), où il a prouvé la formation d'ammoniaque dans le sol, sous l'influence du mycélium.

(2) D'après l'opinion de M. Melin, qui paraît très justifiée, il y a une symbiose mutualiste (1923-1925) entre l'arbre et le Champignon. C'est seulement grâce à la présence des mycorhizes, surtout celles produites par des Bolets, que les Conifères sont aptes à survivre dans certains sols forestiers. En l'absence de symbiotiques, les racines du Pin sont attaquées par des mycéliums très virulents, notamment par le *mycelium radicis atrovirens*, qui est un véritable parasite, car il peut monter dans la tige, atteindre les aiguilles et tuer rapidement les plantules. Il mentionne d'autres espèces très répandues dans tous les sols et très redoutables: *Penicillium* sp., *Mucor Ramanianus*, etc.

II. EXPÉRIENCE EN TERRE STÉRILISÉE. — Le 10 juin 1924, nous avons enlevé un certain nombre de pieds qui avaient été semés en pleine terre, de manière à réserver une partie séparatrice sans Pins entre les deux surfaces A et S, avec et sans Champignon.

Ces Pins sylvestres ont été repiqués dans cinq pots, chaque pot contenant deux pieds. Il y avait trois pots A (avec inoculation de *Boletus granulatus*), deux pots S (sans Champignon). Dans cette première partie de l'expérience, la terre n'a pas été stérilisée.

Le 9 octobre 1924, on fait les constatations suivantes :

Dans les trois pots A, il y a six Pins, mais un est petit.

Dans les deux pots S, il n'y a qu'un pied par pot : la mortalité a été pour ces pieds de 50 p. 100.

Le 17 novembre 1924, on remporte plusieurs de ces Pins dans la terre soigneusement stérilisée. Il y a :

Trois pots A.
Deux pots S.

Le 22 octobre 1926, l'examen de ces cinq pots révèle une différence de même ordre que celle qui a été signalée dans le premier cas.

Deux de ces pots, l'un A, l'autre S, ont été déterrés et les plantes examinées au point de vue des mycorhizes. Il y en avait dans les deux cas. C'est évidemment une tentative vaine de chercher à stériliser le sol quand on opère au voisinage d'une grande forêt contaminatrice, l'expérience devant durer trois ans.

Les pieds A de l'expérience précédente mesuraient : pour les tiges 22, 21, 19 centimètres ; les feuilles 50 millimètres de long ; un pied rabougrí mesurait 14 centimètres et la feuille 35 millimètres.

Les pieds S mesuraient 16 centimètres et les feuilles 30 millimètres.

Un autre essai a porté sur des germinations nombreuses en *terre stérilisée* dès le début. Le semis a été fait le 30 mars 1925, dans six pots. Le 30 mai suivant :

Six pots sont ensemencés A (avec des mises de *Boletus granulatus*).
— ne sont pas ensemencés S.

Par comparaison, on fait le même jour des ensemencements de mycélium sur six autres pots en *terre non stérilisée*, l'ensemencement ayant été fait à la même époque que précédemment :

Six pots A.	
—	S.

Le 5 octobre 1925, on observe les résultats suivants :

Terre stérilisée:

Pots A	58 germinations.
— S	44 —

Terre non stérilisée.

Pots A	80 germinations.
— S	89 —

Dans la terre stérilisée, les germinations sont moins nombreuses qu'en terre non stérilisée; en outre, les germinations sont moins nombreuses dans le cas où le Champignon n'a pas été mis dans le cas de terre stérilisée. Si la terre n'est pas stérilisée, cette dernière différence ne se manifeste pas; un avantage faible s'accuse dans les pots sans Champignon.

Il est impossible de tirer une conclusion d'essais aussi peu nombreux; il y a cependant des indications intéressantes à retenir. D'autant plus que M. Hammarlund a obtenu des résultats analogues et très intéressants sur le *Larix europaea* ensemencé avec *Boletus elegans*. C'est « dans le laboratoire » qu'il opérait (loin par conséquent des contaminations forestières). Sur 100 germinations de Mélèze de six mois, les plantules mesuraient :

58 millimètres avec mycorhizes.	
52 — sans	—

Au bout de trois ans :

10 plantes avec mycorhizes mesuraient 27^{em},6.
 5 — sans — — 22 centimètres.

La mortalité des germinations à huit mois était :

2,7 p. 100 avec mycorhizes.
 24,6 — sans —

En résumé, le travail qui vient d'être exposé, entrepris dans l'espoir de récolter des fructifications de *Boletus granulatus* sur des racines de Pin, ne nous a donné, jusqu'ici, aucun résultat. Ceci est regrettable, car l'espèce est comestible et estimée, surtout quand on a enlevé son épiderme gluant. L'année 1926 qui vient de s'écouler a été très défavorable pour les Basidiomycètes ; par conséquent, il n'y a pas lieu de désespérer de voir un jour un résultat, puisque M. Hammarlund a obtenu le *Boletus elegans* avec le Mélèze.

Si notre entreprise culturale fongique ne nous a pas donné satisfaction, le résultat de nos inoculations du mycélium de *Boletus granulatus* au pied des Pins sylvestres a provoqué une croissance plus grande que lorsque la réalisation des symbioses était abandonnée au hasard.

Ce résultat, si l'avenir le confirme, sera peut-être aussi intéressant, plus important même, que celui que nous cherchions primitivement, car la régénération des forêts est un problème de premier ordre. Il est curieux que les grandes découvertes de Frank, qui remontent à 1892, aient si peu contribué, jusqu'ici, à perfectionner l'art délicat et difficile des forestiers. Maintenant que nous sommes aptes à posséder ces blancs de Champignons, qui, en s'associant aux racines, permettent à l'arbre de résister aux nombreux ennemis cachés dans le sol, il y a lieu d'en tirer parti. Si l'on y parvient efficacement, les belles découvertes faites dans ces dernières années se traduiront par des résultats pratiques qui seront sans doute importants.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- FRANK. — Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mykorrhiza. Pilze (*Ber. d. deutsch. bot. Gesells.*, X, p. 577, 1 pl., 1892).
- HAMMARLUND (C.). — *Boletus elegans* Schum und *Larix-Mykorrhiza* (*Botaniska Notizer*, I, p. 305-326, 1 fig., 1923).
- MASUI, KOKI. — A study of the Mycorrhiza of *Abies firma* S. et Z. with special Reference to its mycorrhizal Fungus *Cantharellus floccosus* Schw. (*Mem. Coll. Sc. Kyoto Imperial University.*, sér. B., 1926, II, p. 15-84 85-92, 40 fig. dans le texte, 6 pl.).
- MELIN (Elias). Ueber die Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst (Vorläufige Mitteilung) (*Svensk. Botan. Tidskr.*, XV, 24, p. 192-203, 9 fig., 1921).
- *Boletus* arten als Mycorrhizenpilze der Waldbäume (*Ber. deutsch. bot. Gesells.*, XI, 3, p. 94-97, 1922).
- Untersuchungen über die *Larix-Mycorrhiza*. I. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur (*Svensk. Botan. Tidskr.*, XVI, 2, p. 161-195, 13 fig., 1922).
- Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus sylvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst. (*Mykol. Untersuch. und Ber.*, II, p. 73-330, 2 p., 106 fig., 1923).
- Ueber den Einfluss der Wasserstoff Ion Konzentrationen auf die Virulenz der Wurzelpilze von Kiefer und Fichte (*Botaniska Notizer*, 1924, 1, p. 38-48, 1924).
- Zur Kenntniss der Mykorrhizapilze von *Pinus montana* Mill (*Botaniska Notizer*, 1924, p. 69-92, 7 fig., 1924).
- Untersuchungen über die *Larix Mycorrhiza*. II. Zur weiteren Kenntniss der Pilzsympionen (*Svensk. Botan. Tidskr.*, XIX, p. 98-103, 1925).
- Untersuchungen über die Bedeutung des Baummykorrhiza (*Eine ökologisch physiologische Studie*, 152 p., 16 grav., 1925).
- MOLLIARD (M.). — De l'action du *Marasmius oreades* Fr. sur la végétation (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. LVII, p. 62-69, 1 pl., 1910).
- RÖMELL (L.-G.). — Parallelvorkommen gewisser Boleten und Nadelbäume (*Svensk. Botan. Tidskr.*, XV, 2-4, p. 204-213, 4 fig., 1921).

UN PROGRAMME POUR LA LUTTE CONTRE LA DÉGÉNÉRANCE DES POMMES DE TERRE

Par J. COSTANTIN

Comme je l'ai montré, en 1926 (1), le climat montagnard fortifie la plante et la rend apte à résister à ses ennemis. L'explication théorique de ce fait découle, selon moi, de ce que la vie alpine remplace, au moins partiellement, les mycorhizes qui manquent, dans le cas de la Pomme de terre cultivée; la plante montagnarde sauvage des hautes altitudes des Andes (4 000 mètres) en possède au contraire, et de bien développées.

Le véritable moyen de lutte serait, à mon sens, de fournir à la plante le Champignon des racines qui fait défaut. Malheureusement on ne sait pas cultiver à l'heure actuelle la plupart de ces Champignons des mycorhizes. Force est donc de se contenter de palliatifs et on peut recommander :

1° La *sélection* qui consiste en l'élimination des pieds qui ont présenté les phénomènes subtils et surtout variables avec la saison non seulement de l'enroulement ou de la mosaïque (méthode de Quanjer, Foex, Ducomet, etc.), mais aussi du *russet dwarf* (Hungerford, 1920), du *yellow dwarf* (Barrus et Chipp, 1922), du *witch broom* ou balai de sorcière (Hungerford et Dana, 1925) et surtout du *spindle tuber* ou tubercule irrégulier (Werner, Stewart, etc., 1926). Cette dernière affection de la Pomme de terre est une des plus insidieuses et une des plus redoutables, quoique très peu connue. L'inconvénient de la méthode de sélection en plaine est d'exiger

(1) COSTANTIN, Un nouvel essai sur les Pommes de terre montagnardes (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 10^e série, t. VIII, p. 356-362).

l'aide d'un phytopathologue. Il faudra contrôler la durée de son efficacité.

La *sélection en montagne* en trois étapes me paraît très recommandable. En prenant comme critérium le poids de tubercules par pied, le cultivateur peut améliorer ses plantes sans être obligé de recourir au phytopathologue, sauf dans les cas trop litigieux. Il aura bien soin d'éliminer les tubercules allongés, petits, surtout irréguliers, à nombreuses lenticelles superficielles ou décolorés (*Spindle-tuber*).

La *sélection dans le nord* pourra remplacer la précédente, à la condition que la latitude soit assez forte (Haskell : Vermont, Maryland; Tillford : Ohio, 1926; Bermudes et Canada : Murphy et Worthy, 1921).

2^o La *récolte prématuée* est recommandée pour la Pomme de terre [méthode de Botjer, 1923, de Salman Redcliff, Ducomet (1)]. Contre le *sereh*, la récolte de la Canne de six mois en décembre-janvier (plantation montagnarde en juillet et non l'inverse) est une méthode analogue.

3^o L'*effeuillage* ou enlèvement des pousses montrant des symptômes pathologiques (croissance très lente par exemple) ou *roguing* est à préconiser quand le mal n'est pas trop intense (5 p. 100), à la condition que cette pratique soit employée de bonne heure et répétée [résultats souvent contre le *spindle tuber* (2)].

4^o La *lutte contre les Pucerons* vecteurs du virus filtrant ou de l'ultra-microbe (Gaumont, Elze, Smith K. M., etc., Pomme de terre : *Macrosiphon solani folii*, *Myzus persicae*, etc.; Olitsky, 1926, Tabac : *Pseudococcus citri*; Carsner, 1926, Betterave : *Eutettix tenella*, etc.) est à recommander. Gram (1923) a préconisé un mélange de bouillie bordelaise et nicotine (à double effet). Dans une maladie très différente attaquant le Cacaoyer où l'*Heliothrips rubrocinctus* jouait un grand rôle, on a employé avec succès le mélange suivant : bouillie bordelaise, savon et nicotine. Des démonstrations

(1) DUCOMET (*Inst. rech. agron.*, 1925, p. 101) dit que l'arrachage un mois avant l'époque de la maturité normale diminue à la fois le pourcentage et l'intensité de l'enroulement ; malheureusement, la vigueur est atténueée par une récolte prématuée.

(2) Un paillage a été préconisé par M. Werner dans ce dernier cas

publiques ont été organisées à la Grenade pour convaincre les planteurs de l'efficacité du traitement.

5^o On peut songer à l'emploi du *traitement par la chaleur* des boutures et probablement des tubercules. En 1925, le distingué phytopathologue belge, M. E. Marchal, a émis l'hypothèse que la mosaïque de la Canne à sucre était identique au *sereh* (ce que personne n'avait pensé jusqu'à lui) ; il en a conclu que le traitement montagnard (1) serait à recommander contre la mosaïque de la Canne.

L'hypothèse précédente en suggère une autre : ce serait l'emploi du traitement par la chaleur, — qui est, semble-t-il, efficace contre le *sereh* (en deux temps : *trente minutes* à 45° et *trente minutes* à 52°; les résultats de Willbrinck, Kuyper, Berg, Houtman, 1925 et 1926, à Java, sont encourageants) — pour d'autres maladies, notamment contre celles de la dégénérescence de la Pomme de terre.

Il est à remarquer que déjà, en 1924, M. Perry, d'une part, et M. Bemis, de l'autre (2), ont préconisé le traitement des tubercules de Pommes de terre pour leur désinfection par l'aldéhyde formique à *chaud* ou le sublimé à *chaud*. Ils immergeant les tubercules dans la solution désinfectante contenue dans une cuve qui est maintenue à la température de 52°,2 pendant deux minutes. Le traitement a été fait en grand en employant une machine à chaîne de transmission du type Boggs à fines mailles. Après deux minutes d'action, les tubercules sont transportés au séchoir, placé directement au-dessous de la cuve et, de là, en sac. Le sublimé corrosif a donné de meilleurs résultats et économie de temps.

La faculté germinative des tubercules n'est pas altérée en traitant pendant deux à dix minutes avec une solution de 4 onces de sublimé pour 30 gallons d'eau (c'est-à-dire

(1) Il explique l'efficacité de la cure d'altitude pour le *sereh* par l'absence de Pucerons. On n'a pas prouvé jusqu'ici que ces insectes avaient un rôle dans cette maladie. Ce serait à contrôler.

Voir : COSTANTIN, La dégénérescence des plantes cultivées et l'hérédité des caractères acquis (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, IV, 1922, p. 267 à 297) ; Cure d'altitude (*ibid.*, 10^e série, VI, 1924, p. 271 à 282).

(2) PERRY (F. R.), Seed potato improvement in New-York (*State of New Jersey. Departm. of Agric. Bull.*, n° 39, p. 205-109, 1924) ; BEMIS (K.) in Michigan (*ibid.*, p. 210-213).

113 grammes dans 136 litres). En enduisant de goudron de houille sur les surfaces métalliques dans la cuve, on les préserve de l'attaque du sublimé.

6^o L'élimination des tubercules faibles peut se faire à la germination par la méthode d'Appleman (1) dans une serre froide. Les essais de germination démontrent l'importance des germes dans la région de la pointe pour éliminer les semenceaux faibles, impropres et de vitalité insuffisante.

(1) APPLEMAN (C.-O.), Potato sprouts as an Index of Seed Value (*University of Maryland Agr. Exp. Stat. Bull.*, n° 265, p. 239, 1924). — MURPHY (*Journ. Depart. Agr. Techn. Ind. Ireland*, 1923) a préconisé des fumigations au tétrachloréthane contre les Aphides des pousses ou germes.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES SEXUELS
CHEZ
LES USTILAGINÉES

Par S. S. KHARBUSH

DOCTEUR ÈS SCIENCES

Si on consulte les travaux histologiques sur la famille des *Ustilaginées*, l'on constate qu'ils sont bien peu nombreux. En effet, les chercheurs considèrent que, de tous les champignons supérieurs, les *Ustilaginées* sont les plus rebelles à l'action des réactifs colorants ; la petitesse de leurs noyaux rend leur étude particulièrement délicate.

On sait que, dans les *Ustilaginées*, les sporidées produites par le promycélium peuvent contracter fréquemment des anastomoses. DE BARY voyait là une véritable copulation, un processus sexuel caractérisé (1). Cependant BREFELD considère cette anastomose comme étant d'ordre exclusivement végétatif (2), et son opinion est généralement partagée, surtout par VAN TIEGHEM (3) et DANGEARD.

Plus tard, SCHMITZ a constaté la présence de plusieurs noyaux dans les cellules du mycélium qui va fournir les spores dans l'*Ustilago longissima* (4) ; ces cellules se divisent en cellules-filles à un seul noyau, dont chacune va fournir une

(1) DE BARY, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, p. 195-199.

(2) BREFELD, Botanische Untersuchungen über Hefenpilze, V Heft, Die Brandpilze, I, 1883.

(3) VAN TIEGHEM, Traité général de botanique, 2^e édition, p. 1132.

(4) SCHMITZ, Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Beihefte zum Botanischen (*Centralblatt*, Heft 6, Bd. III, Cassel, 1893).

spore. FISCH est arrivé à des résultats analogues (1). Enfin MÆLLER a constaté que les cellules des *Ustilaginees*, qui bourgeonnent comme les levures, ne possèdent qu'un seul noyau (2). Notons que les chercheurs ci-dessus énumérés n'ont vu ni constaté aucune fusion nucléaire, seul indice de tout acte de fécondation.

Nous arrivons maintenant au beau travail de M. DANGEARD qui nous dévoile la vérité sur cette question délicate de fécondation chez ces êtres: il nous montre, en effet, l'existence d'une fusion nucléaire à l'intérieur des jeunes spores d'*Ustilago*, de *Doassansia* et d'*Entyloma*. Cet acte sexuel était décrit par ce savant en considérant chaque cellule primitive comme un *oogone*, renfermant un noyau mâle et un noyau femelle; dans cet organe il se produit une *oospore* provenant de la fusion de deux noyaux et du protoplasme qui les accompagne: l'oospore, avec son noyau sexuel, va se comporter à la germination comme les zygospores des *Conjuguées*, comme l'œuf des *Chlamydomonas* en donnant naissance à un certain nombre d'*embryons*; lors de cette germination, le noyau sexuel subit un certain nombre de divisions; les noyaux qui en résultent passent dans les sporidées (3). Ces vues ont été confirmées par le présent travail. Nos recherches, guidées d'ailleurs par celles de M. DANGEARD, ont porté sur quelques espèces appartenant aux deux genres *Ustilago* et *Entyloma*. Notre principal but est d'y chercher dans tout le développement le moment où se produisent ces phénomènes de fusion nucléaire et d'étudier d'une façon précise l'organe où s'opère cette fusion, afin de pouvoir affirmer avec M. DANGEARD que les *Ustilaginees* ont une reproduction sexuelle.

Les matériaux d'étude ont été immédiatement fixés après la récolte (sur place) dans divers fixateurs, dont les uns se sont montrés excellents pour l'étude de l'élément nucléaire (Bouin, Flemming, etc.), tandis que les autres, dits fixateurs

(1) FISCH, Ueber das Verhalten der Zellkerne (*loc. cit.*).

(2) MÆLLER, Ueber den Zellkerne und die Sporen der Hefe (*Centralblatt für Bacteriologie und Parasitenkunde*, Bd. XII, 1892).

(3) DANGEARD (P.-A.), Recherches histologiques sur la famille des *Ustilaginees* (*le Botaniste*, 3^e série, 1892).

cytoplasmiques, fixent bien le cytoplasme (Regaud, Laguesse, Formol, etc.).

Nous avons essayé un grand nombre de méthodes de coloration ; rien ne vaut, cependant, l'hématoxyline ferrique, qui nous a fourni les images les plus nettes. Pour arriver à obtenir une bonne coloration, il nous a fallu faire des sections très minces au microtome après inclusion dans la paraffine (2 μ au plus).

Genre « USTILAGO ».

C'est aux espèces de ce genre que sont dues les maladies spécialement désignées sous le nom vulgaire de *charbons*. Elles sont reconnues par leurs *téléutospores* simples, formées dans l'intérieur des tissus de la plante hospitalière, sur les trajets des filaments mycéliens, lesquels se gélifient dans leur intervalle. Leur germination s'effectue par la production d'un promycèle cloisonné qui donnera, ultérieurement, naissance aux sporidies latérales. Nous en avons étudié trois espèces :

- 1^o *Ustilago Avenæ* (Pers.) Jensen.
- 2^o *Ustilago Hordei* (Pers.) Kellerm et Sw.
- 3^o *Ustilago hypodytes* Fries.

« *Ustilago Avenæ* » (Pers.) Jensen.

Cette espèce a été récoltée sur les inflorescences d'*Avena sativa*, où elle détermine la destruction complète des organes floraux. Nous étudions ici seulement la reproduction sexuelle de ce parasite ; quant à l'étude de la germination des oospores et la formation des sporidies, BREFIELD et DANGEARD en ont déjà fait une étude très complète.

Il est indispensable de rechercher de très jeunes organes infestés afin de pouvoir suivre les débuts du développement. En effet, on y voit le jeune mycélium se glissant dans les espaces intercellulaires de l'organe intéressé (étamines, ovaire, glumes, etc.) ; tandis que les masses sporifères sont plus

abondantes à la surface des fleurons; elles sont constituées, au début, par des filaments minces qui s'entre-croisent. Plus tard, ces filaments se cloisonnent en articles sensiblement courts, qui se renflent à leur tour en vésicules : ces vésicules, possédant chacune deux petits noyaux minuscules, assez difficiles à mettre en évidence, ont la valeur d'*oogones*, puisqu'elles augmenteront, au cours de leur évolution, de volume, et leurs deux noyaux ne tarderont pas à se fusionner en un seul noyau sexuel ; en même temps, leur protoplasme se recouvre d'une membrane propre qui se différencie en exo et endospore (Voir fig. 1, n° 1). Il se forme ainsi, à l'intérieur de l'oogone, une spore mûre qui, d'après M. DANGEARD, est une oospore, laquelle se comportera comme telle à la germination. Enfin, à la maturité, l'oospore ne renferme qu'un seul noyau nucléolé, quelques trabécules de protoplasme granuleux tapissé de quelques cytosomes sphériques et de nombreuses gouttelettes huileuses ; on y rencontre aussi des endochromidies précipitées dans de petites vacuoles.

« Ustilago » Hordei » (Pers.) Kellerm et Sw.

Nous avons rencontré abondamment cet *Ustilago* sur les glumes et fleurs de l'*Hordeum distichon*. Les jeunes étamines peuvent, malgré la présence du parasite, développer normalement leurs grains de pollen, de sorte que les fleurs donnent des grains fertiles. Cependant le mycélium persiste dans l'embryon, et les pieds qui en proviennent sont charbonnés grâce à la production de basidiospores (sporides) qui infectent la plante lors de la germination.

Le développement débute par des filaments mycéliens qui possèdent une membrane assez épaisse et gélatineuse ; ils forment ensuite un certain nombre de pelotons et finalement se cloisonnent en petites cellules vésiculeuses. L'on arrive difficilement à déceler deux noyaux minuscules à l'intérieur de ces petites vésicules : en effet, la différenciation exige ici beaucoup de précaution pour les apercevoir. A un stade plus avancé, ces deux noyaux, devenus sensiblement plus gros et visibles, entrent en fusion pour former le noyau unique des

oospores ; celles-ci prennent naissance à l'intérieur de la masse sporifère. Lorsqu'elles ont atteint leur maturité, on voit leur paroi se diviser en deux couches : l'endospore et l'exospore.

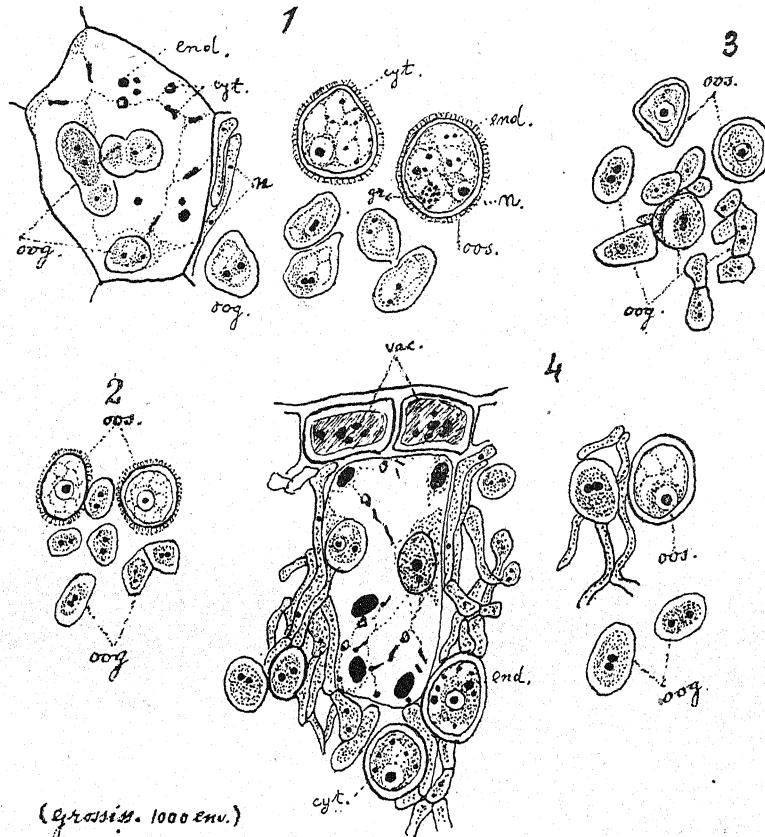


Fig. 1. — N° 1. *Ustilago Avenae*. — N° 2. *Ustilago Hordei*. — N° 3. *Ustilago Hypodytes*. — N° 4. *Entyloma Ranunculi*.

oog., oogones ; oos., oospores ; cyt., cytosomes ; end., endochromidies ; gr., graisses ; vac., vacuome ; n., noyau.

Le noyau sexuel y occupe le centre : il est nucléolé et limité par la membrane nucléaire nette (Voir fig. 1, n° 2).

« *Ustilago hypodytes* » Fries.

Trouvé sur la tige d'*Agropyrum repens*, ce parasite se présente sous forme de taches, couvertes de pustules brunes qui sont les fructifications du Champignon. Il est facile, au

moyen de coupes transversales à l'endroit des taches, de se rendre compte de la disposition des spores dans la tige. En général, elles se développent dans les assises épidermiques, où les filaments mycéliens se localisent presque exclusivement sans déterminer aucune hypertrophie des tissus. Ces filaments mycéliens, abondants d'ailleurs à la surface de la tige, sont formés d'éléments ramifiés, très ténus, ayant un faible diamètre et cloisonnés. A un moment donné, ils arrivent à se frayer un chemin à travers les stomates pour se répandre ensuite dans les espaces intercellulaires de l'épiderme. Rappelez en passant qu'on peut apercevoir de petits corpuscules, dispersés ça et là à l'intérieur de filaments, prenant ainsi l'aspect de noyaux; mais il nous a été impossible de voir la moindre différenciation entre le nucléole et la membrane nucléaire. En somme, ce n'est que vers les bords de la tache, où s'organisent les jeunes spores, que l'on peut suivre avec succès leur développement. En effet, celui-ci commence par un groupement de filaments mycéliens au milieu desquels apparaissent de petits renflements en forme d'ampoule; dans le protoplasme de chacune de ces cellules, on trouve deux noyaux, dont l'un va jouer le rôle de noyau mâle et le second le rôle de noyau femelle. Ces cellules représentent donc autant d'*oogones* qui finissent par se presser les uns contre les autres en une masse compacte. Leurs noyaux, destinés à se fusionner, sont situés à quelque distance l'un de l'autre. Enfin nous avons réussi à assister à la fusion intime de deux noyaux de chaque oogone, comme dans les cas précédents, pour former les oospores ainsi fécondées (Voir fig. 1, n° 3).

Genre « ENTYLOMA »

Les espèces appartenant à ce genre sont caractérisées par leurs spores sphériques ou ovoïdes, que l'on trouve localisées dans les tissus de la plante nourricière; elles naissent soit sur le trajet, soit à l'extrémité de filaments mycéliens, auxquels elles restent attachées. Souvent on rencontre une autre sorte d'organes de fructification sous forme de fines conidies, por-

tées par un bouquet de basides qui sort, à l'extérieur de la plante, par les stomates.

Lors de la germination, l'oospore envoie un promycèle, lequel fournit à son sommet des sporidies qui peuvent contracter à leur base ou à leur sommet des anastomoses (Voir fig. 2, B).

Nous avons récolté l'*Entyloma* sur *Ficaria ranunculoides* et *Ranunculus sceleratus*. C'est sur la dernière plante que nous avons pu suivre le développement du parasite dont tous les stades d'évolution ont été facilement trouvés.

“ **Entyloma Ranunculi** ” (Bon.) Schröet.

Rencontré sur *Ranunculus sceleratus*, l'*Entyloma Ranunculi* se reconnaît par de nombreuses petites taches dispersées sur les deux faces du limbe des feuilles. Le mycélium est constitué par des filaments minces, cloisonnés, intercellulaires et le plus souvent ramifiés. Il se trouve généralement localisé dans les assises du mésophylle. Quant au stroma mycélien qui, au travers des fentes stomatiques, forme des conidies externes, il se rencontre sur les deux faces du limbe.

Cette espèce représente donc, comme l'a déjà signalé M. DANGEARD dans le cas d'*Entyloma glaucii* (Dang.), les deux sortes d'organes fructifères cités ci-dessus.

Les spores se rencontrent en abondance dans toute l'étendue des taches : les plus mûres (*oospores*) en occupent toujours le centre, tandis que les plus jeunes (*oogones*) s'y trouvent vers le bord. On peut donc arriver facilement à trouver tous les stades du développement de l'oospore.

Les filaments mycéliens qui parcourent les espaces intercellulaires sont constitués de deux sortes d'articles : les uns, situés au centre de la tache, sont dépourvus de noyaux et de protoplasme ; les autres, plus jeunes, riches en protoplasme et renfermant plusieurs éléments nucléaires, se voient de plus en plus à mesure que l'on s'approche de la périphérie de la tache. Ces jeunes cellules mycéliennes vont, à un moment donné, se renfler soit sur leur trajet, soit à leurs extrémités, en petites vésicules dépourvues, d'abord, dans leur sein de

tout élément nucléaire. A un stade un peu plus avancé, ces ampoules deviennent de plus en plus différenciées, et chacune va recevoir deux petits noyaux chromatiques qui proviennent très vraisemblablement des articles plurinucléés qui les portent, puisqu'une communication directe les réunit encore (Voir fig. 1, n° 4). Ces organes binucléés ne sont autre que des *oogones jeunes* renfermant ainsi deux gamètes : autrement dit, ce sont des futures *oospores* (*œufs*) dans lesquelles la fusion de ces gamètes ne tardera pas à s'opérer. Un peu plus tard, des cloisons viennent délimiter les *oogones*, dont les noyaux sont sphériques, entourés par une membrane nucléaire nette et pourvus d'un nucléole central assez visible.

Dans cette espèce, à force d'examiner une certaine quantité de préparations, nous avons réussi à observer tous les cas de la fusion nucléaire: en effet, les deux petits noyaux nucléolés de l'oogone, accompagnés de protoplasme et situés à quelque distance l'un de l'autre, tendent à se rapprocher, arrivent ensuite au contact sur un point où les deux membranes nucléaires disparaissent et finissent par se fusionner intimement. A ce stade, les deux nucléoles restent encore distincts jusqu'à la pénétration complète des hyaloplasmes nucléaires ; c'est alors qu'ils s'unissent en un seul. La fécondation opérée, l'œuf (*oospore*) augmente de volume; son noyau unique, devenu assez gros, est le plus souvent central ; il montre un nucléole fortement chromatique bien distinct, une membrane nucléaire bien nette et dans l'intervalle un hyaloplasme peu chargé de chromatine.

L'oospore ainsi formée, sa membrane devient épaisse et se laisse différencier en une exospore cutinisée et en endospore incolore. Elle est généralement arrondie, parfois ovale ou elliptique ; elle peut être à la fois dans les espaces inter ou intracellulaires (fig. 1, n° 4).

EXPÉRIENCES SUR LA GERMINATION

Il résulte de nos nombreux essais sur la germination des oospores appartenant aux champignons pathogènes ci-dessus

que, lors de la germination, l'*œuf* commence par se gonfler et ainsi augmenter considérablement de volume. Il montre, dans son centre, un noyau nucléolé relativement gros entouré de protoplasme qui le relie à la couche pariétale par de fins trabécules cytoplasmiques limitant quelques petites vacuoles. Cette *oospore* germe par l'intermédiaire d'un promycélium fin et étroit au début, ne contenant, tout d'abord, que du protoplasme, étant donné que le noyau n'y est pas encore émigré. Néanmoins celui-ci ne tardera pas à passer ensuite dans le tube, où il commencera à se diviser. La division se fait, dans la plupart des cas, par mitose. Le nombre de divisions du noyau sexuel varie selon l'espèce ainsi que le milieu: nous avons pu observer deux mitoses dans l'*Ustilago Hordei* et une seule dans les cas d'*Ustilago Avenæ* et *Ustilago hypodytes*; tandis que, dans le genre *Entyloma*, le noyau peut subir jusqu'aux trois bipartitions successives, le nombre de noyaux y est plus élevé que dans les cas précédents; cependant aucune mitose n'y a été rencontrée, ce qui nous fait supposer que les divisions y sont probablement aussi rapides que simultanées. Quant au nombre de chromosomes, nous croyons pouvoir compter, à la plaque équatoriale de la première mitose, quatre petits corpuscules

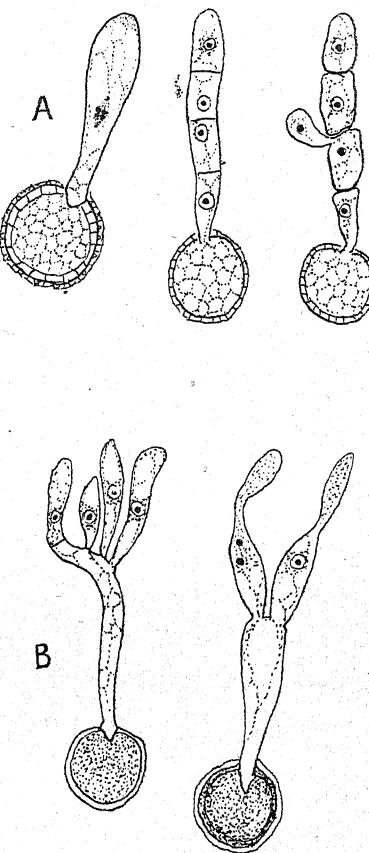


Fig. 2.

A. Germination des oospores (genre *Ustilago*): formation du promycèle ordinaire, division du noyau sexuel et enfin formation des sporidies latérales.

B. Oospores germannt (genre *Entyloma*): deux stades du promycélium; formation des sporidies terminales.

chromatiques situés sur un fin fuseau achromatique muni, à chacune de ses extrémités, d'un centrosome assez visible (Voir fig. 2, A).

Pendant que le noyau est en train d'achever ses divisions, le promycèle s'accroît et se divise lui aussi en un certain nombre d'articles correspondant généralement au nombre de noyaux-fils ; ces articles, séparés par des cloisons transversales, renferment un seul noyau (*Ustilago Avenæ* et *Ustilago Hordei*). A un moment donné, surtout dans les milieux nutritifs, le filament germinatif se développe en sporidies, petits renflements ayant l'aspect d'une tête d'épingle et dépourvus de noyau ; celui-ci n'y pénètre que plus tard après ou même sans bipartition préalable. Dans le cas d'*Ustilago Hordei* et *Avenæ*, les sporidies sont latérales et peu nombreuses ; elles sont souvent au nombre de deux, rarement quatre ; leur forme normale est ovale ou allongée ; leur protoplasme est disposé en réseau et granuleux. Enfin leur noyau est situé vers le centre dans une maille du réseau protoplasmique extrêmement fine.

Dans les milieux nutritifs, nous avons observé que les sporidies peuvent en produire d'autres secondaires : la sporidie-mère s'allonge et s'étrangle à son sommet en un petit canal qui sert plus tard de passage du noyau de la sporidie primaire dans la sporidie-fille, où il se divise en deux noyaux plus ou moins rapprochés. Parfois la division peut se produire dans la sporidie primaire elle-même. Ces sporidies ne sont autres que les embryons qui vont fournir les nouvelles générations des espèces.

Enfin, dans le cas d'*Entyloma*, les cellules promycéliennes peuvent se développer directement en filaments germinatifs ou bien en sporidies. Ces filaments peuvent contracter des anastomoses, lesquelles, étant classiques, nous n'avons pas représentées dans le dessin, qui les réunissent fréquemment, mais qui n'ont aucun rôle sexuel à remplir (Voir fig. II). Notons en passant que l'ensemble de ces phénomènes concordent avec ceux observés déjà par M. Dangeard. Ajoutons aussi que ces expériences sur la germination ne nous ont révélé l'existence d'aucune fusion nucléaire autre que

celle que l'on trouve toujours à l'origine de l'oospore elle-même : autrement dit, tous nos efforts en vue de découvrir la soi-disant fusion vue par Lutman (1) et autres dans les *conjugating promycelial cells of oat smut* ont été infructueux.

INFLUENCE DU PARASITISME

Les Ustilaginées envisagées au point de vue de leur mode d'action envers la plante hospitalière peuvent être divisées en plusieurs catégories, vu les modifications morphologiques et les caractères externes de la maladie.

En effet, le parasite peut se manifester sur la feuille produisant l'hypertrophie de celle-ci : tel est le cas de l'*Entyloma Ranunculi*. D'autres espèces attaquent les organes floraux spécialement l'ovaire, lequel reste atrophié et transformé ensuite en un sac creux rempli des masses sporifères considérables de champignons où toute trace de grains de pollen est disparue (*Ustilago Avenæ...*).

Enfin il y en a dont l'invasion est limitée à une partie déterminée de la plante comme l'*Ustilago hypodytes* : ce parasite se manifeste le plus souvent sur la tige d'*Agropyrum repens*, où il peut déterminer des déformations sensibles des éléments cellulaires.

Prenons maintenant l'*Entyloma Ranunculi*, comme exemple : dans ce cas, le parasite se localise généralement dans le parenchyme de la feuille ; sa présence n'empêche pas au début les cellules de vivre ; celles-ci peuvent végéter encore pendant un certain temps jusqu'à la mort de l'organe. Cependant on y assiste à une hypertrophie telle que les méats intercellulaires disparaissent presque totalement. Outre ce phénomène, les inclusions cellulaires subissent elles aussi des transformations profondes.

L'élément nucléaire s'hypertrophie considérablement par suite d'une accumulation de substance chromatique, multiplie ses nucléoles, se déforme et finit par perdre son contour régulier ainsi que sa chromaticité.

(1) Consulter *Plant Disease Fungi*, par F.-L. STEVENS, p. 213, 1925.

Les *plastes*, représentés par des chloroplastes dans les tissus indemnes, se transforment, dans les régions parasitées, d'abord en amyloplastes, lesquels se dissocient ensuite en grains d'amidon destinés à disparaître ultérieurement à un stade plus accentué du parasitisme. Cette disparition est due probablement à un phénomène de digestion par le parasite.

Le *cytome*, constitué normalement des cytosomes sphériques dans le cytoplasme de la cellule saine, subit des altérations sensibles dans la cellule attaquée ; parfois les cytosomes se gonflent en prenant l'aspect de grosses vésicules, mais ils se transforment le plus souvent en bâtonnets plus ou moins allongés. En même temps que leur forme normale change d'aspect, leur propriété de colorabilité diminue.

Enfin le *vacuome*, constituant l'ensemble des vacuoles, peut contenir du tanin dont la formation est parfois exagérée sous l'influence du parasite. Il est à noter que l'élaboration du tanin est abondante surtout dans les cellules épidermiques.

Des phénomènes presque analogues ont été constatés dans les glumes d'*Avena sativa* ainsi que dans la tige d'*Agropyrum repens* parasitées par l'*Ustilago Avenae* et l'*Ustilago hypodytes* respectivement (Voir fig. 1, n°s 1 et 4).

CONCLUSION

Ce travail, consacré à l'étude de la reproduction sexuelle dans quelques espèces d'Ustilaginées (jusqu'ici inconnues), dont le seul but est d'augmenter le fond commun d'observations sur cette question difficile et délicate, montre que c'est bien, ainsi que l'a constaté M. Dangeard, dans la jeune spore (*oogone*), comme dans la jeune baside des Basidiomycètes, que s'effectue la fécondation : en effet, ces oogones renferment deux noyaux, contrairement aux nombreux noyaux des filaments qui les portent ; ces oogones se séparent du mycélium par une cloison ; aussitôt après la fusion des deux noyaux en un seul, le noyau sexuel qui en résulte augmente peu à peu, et l'*oospore* (œuf) arrive progressivement à atteindre un volume relativement considérable (*Entyloma*).

Il convient de remarquer que la fusion se produit de très bonne heure : donc un choix des échantillons aussi jeunes que possible s'impose.

L'oospore mûre montre un protoplasme chargé d'une quantité considérable de substance oléagineuse, des granulations métachromatiques (*endochromidies*) et enfin de nombreux cytosomes sphériques.

En résumé, ces faits, qui viennent s'ajouter aux belles recherches de M. Dangeard, grâce aux progrès de la technique histologique moderne, constituent donc une confirmation de la théorie de ce savant ; l'hypothèse de De Bary sur le rôle soi-disant sexuel des anastomoses doit se reposer sur une erreur.

Il est donc plus logique de se rallier plutôt à la théorie du savant parisien.

Avant de terminer, nous tenons à exprimer notre vive reconnaissance à M. le professeur Costantin, membre de l'Institut, dans le laboratoire duquel nous avons puachever ces recherches.

LA CURE D'ALTITUDE

SON EMPLOI ET SON EFFICACITÉ

EN PATHOLOGIE VÉGÉTALE

ESSAI D'UNE THÉORIE DE CE PHÉNOMÈNE

Par J. COSTANTIN

PREMIÈRE PARTIE

L'EXPOSÉ DES FAITS

J'ai préconisé à plusieurs reprises l'emploi de cultures montagnardes contre les maladies de la dégénérescence (1), et divers faits acquis paraissent très encourageants. Comme ces maladies sont très graves et qu'elles sont, à l'heure actuelle, l'objet de grandes préoccupations du monde agricole, il m'a semblé qu'il y aurait le plus vif intérêt à soumettre à un examen attentif et critique un procédé cultural empirique employé dans les régions tropicales, à Java, contre une maladie très grave de la Canne à sucre appelée Séreh (2).

La technique agricole dont il va être question est très curieuse ; elle est peu connue, elle a été révélée avec

(1) COSTANTIN, La dégénérescence des plantes cultivées et l'hérédité des caractères acquis (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, t. IV, 1922, p. 267 à 297) ; Cure d'altitude (*ibid.*, 10^e série, t. VI, 1924, p. 271 à 282) ; Un essai sur les Pommes de terre montagnardes (*C. R. Acad. sc.*, t. CLXXXI, n° 19, p. 633, 9 novembre 1925) ; Un nouvel essai sur les Pommes de terre montagnardes (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, t. VIII, 1925, p. 356-362) ; Un programme pour la lutte contre la dégénérescence des Pommes de terre (*idem*, 10^e série, t. IX, 1927, p. 281 à 284).

(2) Le nom Séreh vient de la ressemblance de la plante malade avec l'*Andropogon Schænanthus* que les Javanais appellent Séreh. Ils emploient un autre nom, *n'gere*, qui signifie dégénérer.

précision, en 1921, par un phytopathologiste américain, M. Lyon, qui, à cette époque, eut l'occasion de visiter les cultures javanaises. Il fut certainement un peu surpris de la complexité de la méthode employée.

La technique. — La cure montagnarde se fait, d'après lui, en trois étapes.

Pendant six mois, de juillet à janvier (et non pas l'inverse) (1), les boutures sont d'abord élevées entre 1 500 et 1 800 mètres d'altitude ; récoltées à une demi-maturité, elles sont transportées dans de nouvelles pépinières entre 600 et 750 mètres et récoltées de la même manière pour former de nouvelles boutures élevées, cette fois, à 300 mètres.

C'est seulement

ensuite que les plantations définitives sont faites en plaine et assez en grand, puisque les tronçons de tige ont été multipliés quatre fois (en comptant la mise en place). La plante ainsi régénérée peut être conservée en plaine quatre à six ans sans que la maladie reprenne son essor. Il est parfois

(1) Déjà, en 1897, M. Wakker a insisté sur la nécessité de faire la plantation en juillet et la récolte en décembre ou janvier, et non l'inverse, afin que les racines n'aient pas plus de six mois. La non-observation de cette règle pour la Canne de Chéribon, en plaine, conduit à contamination.



Fig. 1. Canne à sucre atteinte du Séreh. Aspect que l'on désigne par l'expression « en jet de fontaine » (d'après Wakker et Went).

possible de garder les pieds rénovés par le climat montagnard pendant une période plus longue, mais cela se fait rarement et est considéré comme dangereux.

C'est l'agronome Soltwedel qui a imaginé le traitement alpestre dans un mémoire publié en hollandais, en 1889, quelques mois avant sa mort. La technique préconisée par lui était beaucoup plus simple que celle qu'on vient de lire : elle consistait en une culture entre 300 et 600 mètres d'altitude. Comment fut-il amené à penser qu'un pareil changement de climat serait utile ? Il a dû se souvenir que depuis longtemps, d'après Anderson (en 1778), Chancay (en 1794), Ryce (en 1796), on avait constaté que les plants de Pomme de terre provenant de milieux froids, de districts élevés, en un mot de la montagne, étaient meilleurs.

La parole de Soltwedel a été entendue, et beaucoup de planteurs ont suivi ses conseils. Malheureusement, on n'a pas tardé à constater que la maladie pouvait se montrer dans les pépinières subalpines. C'est évidemment ainsi que l'on a dû être amené à monter de plus en plus haut d'abord, puis à compliquer progressivement le procédé, comme il a été dit en commençant.

Le fait qu'on avait observé du Séreh dans la montagne était de nature à jeter un doute sur l'efficacité du procédé imaginé par Soltwedel, et il semble bien que, dans les autres colonies tropicales où la culture de la Canne à sucre était entreprise, on n'ait jamais songé à tirer parti des remarques faites par le savant de Java. On n'a pas attribué une grande importance à cette question : il se publie chaque jour tant de remarques sans valeur dans le domaine agricole que l'on ne pouvait pas soupçonner qu'il s'agissait d'une découverte très sérieuse.

Le Séreh en dehors de Java. — Il y a d'ailleurs une raison décisive pour que le remède contre le Séreh n'ait pas été appliqué en dehors des colonies néerlandaises, c'est que cette maladie n'était guère connue ailleurs. On a dit cependant qu'elle s'était propagée à Bornéo, à Sumatra, dans la presqu'île de Malacca, dans l'Inde, à Formose, aux îles Hawaï, aux îles Fidji, à Maurice, en Australie ; mais, pour beaucoup

de pays qui viennent d'être énumérés, cela n'est pas certain, notamment pour les îles Hawaï et Fidji (1). A une date récente (1923), M. Lee a signalé au Jardin botanique de Singapour des Cannes présentant les symptômes typiques du Séreh ; cela s'expliquait naturellement parce qu'elles avaient été introduites de Java. On conçoit donc que des pays indemnes comme les Philippines aient rigoureusement fermé leurs portes en imposant des quarantaines (2) et une réglementation très sévères pour éviter d'être contaminées.

On peut s'étonner qu'un savant aussi distingué que le regretté M. Vincens ait mentionné la présence du Séreh en Indo-Chine, en 1921, sans en être effrayé. « En juin 1919, il m'a été donné, dit-il, de constater la présence du Séreh, maladie très redoutée à Java, dans une plantation du Donnaï, où l'on cultivait quelques variétés de Cannes en vue de futures opérations de grande envergure. Les variétés malades avaient été *importées*, mais la maladie paraît exister déjà dans la province de Biênhôa sur les Cannes indigènes, et je ne crois pas que l'on ait à craindre que l'existence du Séreh compromette un jour la culture intensive de la Canne en ce pays, si les planteurs savent faire un choix judicieux des variétés avec lesquelles ils constitueront leurs plantations. Dans la plantation dont il s'agit, seules les variétés Bambou rose (des îles Hawaï) et Demerara (de Java) se sont montrées sensibles à la maladie. De belles variétés indigènes jaunes et violettes et plusieurs variétés importées se montraient réfractaires dans de bonnes conditions de culture. »

Je me demande si le mal qu'a observé ce distingué mycologue, trop tôt enlevé à la science, était bien le Séreh. J'avoue que ce qu'il dit à ce sujet me laisse beaucoup de doutes. Il ajoute : « Le Séreh étant une maladie à causes mal connues, des recherches ont été entreprises au Laboratoire de Phytopathologie (de l'Institut scientifique de l'Indo-Chine) pour chercher à les mieux connaître. Ces recherches, commencées en

(1) LYON.

(2) MEDALLA (1923), LEE (1923). Ce dernier auteur dit que la maladie des vaisseaux rouges (*red vascular disease*) des Philippines n'est pas le Séreh et est identique avec une maladie des îles Hawaï sévissant sur la variété D-1135.

juillet 1919 sur un terrain attenant au Laboratoire dont je disposais au Jardin botanique de Saïgon, ont été interrompues pendant une longue tournée au Tonkin, de mars à juillet 1920. Des résultats précis n'ont pu être obtenus à cause d'accidents survenus aux cultures d'expérience pendant mon absence, mais de nouvelles observations et recherches ont été faites, desquelles il résulte que plusieurs parasites, *Nectria*, *Hypocrea*, *Schizophyllum*, sont capables de provoquer l'apparition de maladies présentant les mêmes symptômes que le Séreh. Le parasitisme du dernier de ces Champignons a été parfois mis en doute ; des expériences faites en septembre 1920 démontrent la réalité de ce parasitisme et la grande ressemblance existant entre le Séreh et la maladie qu'il provoque (1). »

D'après ce qu'on vient de lire, il y a tout lieu de croire que c'est la maladie due au *Schizophyllum* que M. Vincens a observée en Indo-Chine et non le Séreh. S'il avait diagnostiqué juste, on le saurait maintenant, car le Séreh est une maladie très grave avec laquelle on ne plaisante pas : il est universellement admis que c'est l'ennemi le plus redoutable de la Canne à sucre.

Le *Schizophyllum* (2), Agaricinée à lamelles dont la tranche est fendue en deux, a été étudié par M. Raciborski à Java sur la variété Gondong verte. Comme pour la morve rouge (*Colletotrichum falcatum*), le début de la maladie n'est pas reconnaissable. Plus tard, les feuilles se dessèchent et quelques entrecoueds se ratatinent. En section longitudinale, on voit des parties claires et sombres et des traits de 1 à 3 millimètres de large. Finalement, il naît des cavités et dedans un mycélium blanc. A Java, on a constaté le caractère très sporadique de cette maladie et, pour la combattre, on s'est borné à enlever les fructifications. En 1916-1917, M. Johnston, dans le travail d'ensemble qu'il a publié sur les maladies de la Canne à sucre en Amérique et spécialement dans les Antilles, mentionne ce parasite sur la Canne en plusieurs contrées du

(1) Page 16.

(2) On incrimine : *commune*, *lobatum* et *alneum* (L) Schr. Cette dernière forme est synonyme de *commune* Fries.

Nouveau Monde : Indes occidentales anglaises, Porto-Rico, Cuba, Saint-Domingue, Sud des États-Unis, Guyane anglaise. A une date plus récente, M. Van der Bijl a mentionné le *Schizophyllum commune* au Zoulouland, dans l'Afrique du Sud, sur les vieilles Cannes couchées sur le sol, mais jamais il ne l'a vu sur les plantes dressées. Il regarde ce Champignon comme un parasite de blessure. De tout ceci, il découlerait, s'il y avait identité entre le Séreh et le Schizophylle, que la grave maladie de Java aurait fait son apparition en Amérique et en Afrique (1). Or, rien de tel n'a jamais été signalé.

Cause du Séreh. — Les remarques qui précédent nous conduisent à cette conclusion que les causes du Séreh sont très obscures et inconnues. C'est d'ailleurs l'opinion formulée par tous les savants qui ont été à Java pour étudier les maladies de la Canne (et ils ont été nombreux et éminents).

Le beau livre de MM. Wakker et Went sur les maladies de la Canne à Java, publié en 1898, trahit bien les incertitudes de ces auteurs sur la cause du Séreh qui a été successivement attribuée à des Nématodes : à l'*Heterodera javanica* (par Treub), au *Tylenchus Sacchari* (par Soltwedel), au *Bacterium Sacchari* (par Janse, Krüger), à l'*Hypocrea Sacchari* attaquant la gaine avec une maladie des racines (par Went) (2), au *Pythium* (par Treub), etc. Il est inutile de multiplier les hypothèses, puisque jamais aucune preuve décisive n'a pu être donnée pour aucune d'entre elles.

Depuis 1898, la situation n'a pas changé. M. Clautriau, un savant belge, s'exprimait ainsi en 1899 : « La cause de cette maladie n'est pas actuellement connue, malgré les études et les recherches nombreuses dont elle a été l'objet. Il semble qu'on ait affaire à une affection parasitaire, mais le microorganisme n'a pas été isolé » (p. 30).

(1) M. Bordage, au Congrès de l'agriculture (Exposition 1900), a affirmé l'existence du Séreh à La Réunion. Cela n'est pas prouvé : on le saurait par les désastres.

(2) M. Went, en 1903, à la suite d'un voyage en Amérique, a trouvé fréquemment la forme *Verticillium*, type conidien de l'*Hypocrea*. Comme le Séreh n'existe pas dans le Nouveau Monde, il a renoncé à l'opinion qui faisait jouer un rôle à ce Champignon dans la maladie de Java.

En 1903, M. Kammerling disait : « La pourriture des racines est l'ennemi le plus redoutable avec lequel l'industrie de la Canne ait à lutter, et je ne crois pas être pessimiste si j'admetts que le sort de l'industrie du sucre à Java d'ici vingt ans dépendra principalement de la question de l'arrêt ou non de cette maladie. »

A la même date (1903), M. Kobus, qui débutea à la station de l'Est-Java comme sous-directeur, mentionne qu'en 1892 M. J.-H. Wakker, botaniste de grand renom, devint directeur de cet établissement : « Il s'agissait, dit-il, de concentrer nos efforts sur la recherche des causes du Séreh qui menaçait d'exterminer la Canne à Java. M. Wakker fit d'intéressantes et efficaces recherches sur d'autres maladies de la Canne, mais, pas plus que M. Went, *il ne réussit à découvrir le secret du Séreh.* »

M. Hein, en 1906, soutenait nettement que la cause du Séreh est parasitaire ; mais il avoua que personne n'était parvenu à trouver le parasite. Il signalait d'ailleurs, comme tout le monde, que la montagne est sans Séreh.

En 1916, M. Johnston, dans son travail de mise au point de l'ensemble des maladies de la Canne, reconnaissait que, « malgré une immense accumulation de travail sur cette « maladie », la cause n'a pas été découverte (*ascertained*) ».

Enfin, à la date toute récente de 1923 (1), en ouvrant la Conférence internationale de Phytopathologie et d'Entomologie économique qui s'est tenue en Hollande, à Wageningen, M. le professeur Quanjer a dit les quelques mots suivants significatifs : « M. le professeur Hugo de Vries, auquel, en cette occasion, honneur est rendu et dont la statue orne le nouveau laboratoire (de l'Université agricole de Wageningen), disait aux étudiants, il y a vingt-cinq ans, que, en dépit de ce fait que la maladie du Séreh a été attribuée à des Bactéries, Champignons et Nématodes, sa cause actuelle reste obscure. Ce que M. le Professeur de Vries a dit demeure vrai, la cause (du Séreh) est aujourd'hui aussi obscure qu'il y a vingt-cinq ans » (p. 21).

(1) On peut encore mentionner le Séreh comme maladie à cause inconnue d'après M. Deerr, en 1921, avec la mosaïque ou *yellow stripe* de la Canne.

M. le professeur Quanjer ajoutait qu'il y a maintenant beaucoup de maladies dont on n'a pas trouvé la cause, et il faisait évidemment allusion à l'enroulement, à la mosaïque et à toutes les maladies de la dégénérescence. On est moins surpris aussi par l'existence de maladies sans cause animée (Champignon ou Bactérie), depuis que la notion de maladie à virus s'est installée dans la science.

Récemment, il est vrai, en 1923, M. Wolzogen-Kühr a émis l'hypothèse que la cause du Séreh était une Bactérie, le *Bacterium herbicola* var. *aureum*. C'est une opinion analogue à celle qui était venue antérieurement à l'esprit d'Erwin Smith, le spécialiste dans l'étude des maladies bactériennes des plantes : il avait cru que le *Pseudomonas vascularum* (1) produisait la maladie, mais il s'est aperçu qu'il s'agissait, en réalité, de l'agent d'une autre affection de la Canne que l'on appelle la gommosé. Le *Bacterium herbicola* a été découvert en 1904 par MM. Burri et Duggeli, et il existe fréquemment à la surface des plantes. Selon M. Wolzogen Kühr, il serait présent dans 98 p. 100 des cas de Séreh et, par inoculation, il colore en rouge les vaisseaux du *Saccharum*; mais ce même résultat a été obtenu avec la Pseudomonade des vaisseaux et avec beaucoup d'autres Bactéries. L'auteur n'affirme pas avoir trouvé définitivement la cause de la mystérieuse maladie; il considère seulement qu'il a ouvert une voie nouvelle que devront explorer les chercheurs futurs.

En somme, malgré tout, la maladie reste inconnue dans sa cause. Elle a cependant été tenue en échec, au moins par une méthode détournée. Il faut le prouver nettement et bien expliquer en quoi consiste la technique de lutte.

Elle se compose de deux choses distinctes :

1^o La cure d'altitude ;

2^o L'emploi d'hybrides.

Il est indispensable de montrer que la seconde méthode

(1) En 1920, M. Erkelenz, qui était évidemment mal renseigné, a affirmé que M. Wolzogen-Kühr, ingénieur-chimiste et bactériologue de l'Institut et Station de Java (Pascercean) avait établi que la cause du Séreh était le *Bacillus vascularum* (= *Pseudomonas*).

n'exclut pas la première, que la cure reste fondamentale et a toujours été employée depuis l'origine.

I. — CURE D'ALTITUDE.

Son emploi depuis 1889. — Dans le travail de MM. Wakker et Went publié en 1898 sur les maladies de la Canne, l'utilisation des cultures montagnardes est signalée comme nettement efficace.

Ces auteurs reconnaissent cependant que les jardins alpestres ne demeurent pas sans Séreh, même quand ils sont plantés avec de bonnes boutures. Après quelques années, il y a beaucoup de maladie. C'est pour cela que l'on fait dans quelques plantations un jardin-mère sur une place isolée en employant seulement des boutures saines. On coupe de ce jardin-mère les boutures pour les autres plantations et pour un nouveau jardin-mère. On voit naître dans cet exposé les idées qui devaient conduire à monter plus haut, — mais ce n'est pas dit nettement, — et à faire des étapes successives.

Ces deux botanistes ajoutent qu'il est toujours meilleur, pour avoir de bonnes boutures, de couper les têtes des Cannes. Ils insistent pour que la gaine, au bas de la bouture, n'offre aucun caractère attestant la présence du Séreh. L'inconvénient est qu'il faut beaucoup d'attention en coupant les boutures et qu'elles pourrissent facilement. L'expérience s'acquiert rapidement dans les pépinières alpines.

Au bout de six mois, quand on coupe la Canne, il faut rejeter l'entre-nœud le plus bas. Le drainage doit être soigneusement fait et le travail doit être facile (1).

Dans le *Compte Rendu du Congrès agricole* tenu à Paris en 1900, lors de l'Exposition universelle, le Séreh est mentionné comme la plus redoutable des maladies de la Canne à sucre de Java. On affirme aussi (mais tout cela est-il rigoureuse

(1) M. Wakker a beaucoup insisté pour que le sol soit sec ; c'est grâce à cela que le système radiculaire prend un grand développement. L'immunité de certaines sortes de Cannes repose sur l'existence d'un système radiculaire vigoureux.

ment établi ?) que sa présence a été constatée aussi à La Réunion, aux Mascareignes. Selon M. Went, ce serait un Champignon des gaines foliaires qu'il faudrait (probablement) incriminer. On ajoute que Soltwedel a imaginé, pour combattre le Séreh, des plantations spéciales en *montagne*, dans lesquelles la Canne est coupée à moitié mûre pour fournir les matériaux de boutures des autres plantations ; on est parvenu ainsi à dompter presque complètement la maladie.

En 1903, M. Kobus, en parlant des travaux des stations créées à Java, dit que la station Java-Centre (Midden-Java) avait été fondée en 1885. Malheureusement, son très habile directeur, Soltwedel, mourut en décembre 1889. « C'est lui aussi qui a donné à nos sucriers l'idée d'établir des Cannes dans les *montagnes* à une altitude d'environ 2 000 pieds (600 mètres), ce qui leur permet d'éviter les dégâts de la maladie du Séreh. »

Il est assez curieux de mentionner que la dernière citation est empruntée à un journal français (*Journal d'Agriculture tropicale*, 1903) ; or, à la date de 1902, le même auteur, dans les *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, indique que les plantations avaient été portées à 1 500 ou 4 000 pieds, c'est-à-dire 450 mètres ou 1 200 mètres.

On avait donc été amené, en 1901 ou avant, à monter notamment plus haut pour faire les pépinières. L'agronome hollandais avait jugé inutile de faire connaître ce détail aux cultivateurs de notre pays.

M. Kobus (en 1902) donne des chiffres qui sont bien faits pour surprendre, car, d'après lui, la culture des boutures alpestres se faisait d'une manière massive, et 125 millions de kilogrammes de boutures étaient produits chaque année et vendus aux fabriques. La moitié des boutures étant mises en culture dans l'Ouest de Java, il constate que cela est bien fâcheux, puisque les grandes plantations de Canne dans l'île existent surtout dans l'Est. Il en découle que 30 à 40 millions de boutures ont, par suite, un trajet en chemin de fer 500 à 1 000 kilomètres à parcourir avant d'arriver au lieu d'emploi. Il est bien certain qu'il s'agit d'une entreprise agricole faite sur une immense échelle, indiquant par cela même son

importance. Dans son travail français, l'auteur ne donne aucun détail de cette nature.

Je dois ajouter que la technique précédente, selon M. Kobus, a deux inconvénients : 1^o le prix de fabrication des boutures montagnardes est très élevé, surtout additionné des frais de transport ; 2^o tous ces transbordements exposent ces boutures à la contamination par une moisissure redoutable (la maladie de l'Ananas : *Thielaviopsis ethaceticus*) (fig. 2), dont on ne peut se débarrasser que par des désinfections, qui augmentent encore le prix de revient. M. Kobus déplore cette situation, et il espère (en 1902) être arrivé, par la sélection chimique, à tourner la difficulté. C'est l'invention d'une méthode qui devait permettre aux planteurs de se passer des cultures montagnardes si onéreuses. Nous verrons, d'après ce qui s'est passé par la suite (1902-1927), si les espérances de M. Kobus ont été pleinement réalisées.

Tous les témoignages qui viennent d'être cités s'accordent donc pour établir l'utilité du traitement montagnard. On va voir que la même cure d'altitude s'est trouvée également efficace pour une maladie particulière que plusieurs auteurs s'accordent à reconnaître comme variété du Séreh.

Dans la maladie des tubes criblés qui a été étudiée par M. Raciborski (celle que l'on appelle *Zeefvaatenziekte* ou *Siebgefässkrankheit*), la section longitudinale présente des traits jaunes ou rouges aux noeuds. Elle se manifeste dans les variétés de Canne qui sont considérées comme ne présentant pas le Séreh typique, notamment Batjan, Manilla Muntok. A la saison des pluies, la maladie s'accuse et les feuilles,

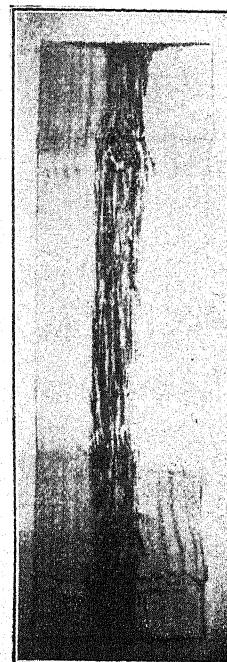


Fig. 2. — Bouture de Canne fendue longitudinalement en deux et présentant des taches brunes dues à un champignon (*Thielaviopsis ethaceticus*). L'odeur est celle de l'acétate déthyle d'où le nom de maladie d'Ananas (à cause de ce parfum) (d'après Went et Walker).

tantôt à la base, tantôt au sommet, montrent des traits desséchés, pouvant être de coloration foncée, parce qu'ils sont colonisés par des moisissures saprophytes. Au début, la sève élaborée demeure stagnante dans les tubes criblés et leurs cellules compagnes ; les vaisseaux se remplissent d'air. On considère ce cas pathologique comme une variante du Séreh apparaissant seulement sur des variétés spéciales indemnes de l'aspect ordinaire de la maladie. Comme on ne connaît la cause de l'altération des plantes ni dans l'une, ni dans l'autre de ces deux affections, il est assez difficile d'avoir une opinion définitive sur la question de l'identité des deux types. M. Raciborski estime qu'il doit y avoir toujours des substances toxiques qui, dans le *Zeefvaatenziekte*, se répandent des feuilles et émigrent vers les noeuds, d'après l'apparition successive des traits rouges ; dans le Séreh type, le mal s'étend, au contraire, de la tige aux jeunes pousses latérales.

Il y a un argument assez fort, plaident pour le rapprochement, c'est l'identité du traitement. En 1915, M. Fellinga a signalé la présence du *Zeefvaatenziekte* (type IV du Séreh) sur la variété GZ247B, dont la susceptibilité s'était accrue ces dernières années. Caractère en commun avec la maladie typique, une bouture d'une plante malade donne une plante plus malade que le pied-mère. Un mauvais terrain et des conditions météorologiques peu favorables augmentent le mal. En effectuant la sélection des boutures saines et en les *propageant dans les montagnes*, on obtient des boutures qui peuvent donner, même repiquées dans les plaines, des plantations de Cannes presque saines. Des expériences faites par cet auteur à Modjoragen ont donné un rendement en sucre supérieur à celui obtenu en employant des boutures venant de plantations de plaine. La technique doit être suivie avec soin afin de ne pas s'exposer à voir le Séreh recommencer ses ravages dans les plantations javanaises. L'auteur ne spécifie pas qu'il faut employer des altitudes plus élevées qu'autrefois.

Cependant, comme M. Van Harreveld, en 1919, a constaté que parfois les boutures ne se remettent pas, il est probable que c'est ainsi qu'il a été amené à monter plus haut. Il signale

incidemment un fait intéressant sur le caractère contagieux du Séreh. Vient-on à importer des boutures étrangères provenant de contrée où le Séreh n'a jamais été signalé, comme l'Argentine (région de Tucuman), Cuba, Barbade, etc., toutes ne tardent à pas montrer les symptômes nets de la grave maladie javanaise. M. Hein, en 1906, avait déjà fait une constatation semblable.

D'ailleurs, déjà en 1917, quand il était devenu directeur de la station de Pascoëcan (1), M. Van Harreveld s'était spécialement occupé d'organiser le travail de la préparation des boutures montagnardes, en vue d'éviter aux planteurs les dangers qu'ils courrent en ayant recours aux multiplications de plaines. La création de coopératives pour les plantations de boutures alpestres lui a paru offrir des avantages. Malgré cela, il reconnaît cependant qu'il ne voit pas dans cette mesure la solution radicale. Il sous-entend qu'il faut monter encore plus. En effet, il attire l'attention des sucriers sur une maladie voisine du Séreh, qu'il désigne sous le nom de maladie du phloème, c'est-à-dire du liber; c'est évidemment toujours le *Zeefvaatenziekte*. Il est utile de rapprocher cette nécrose libérienne de celle qu'on remarque dans des maladies telles (fig. 3) que l'enroulement de la Pomme de terre (*eat-roll, Blattrollkrankheit*).

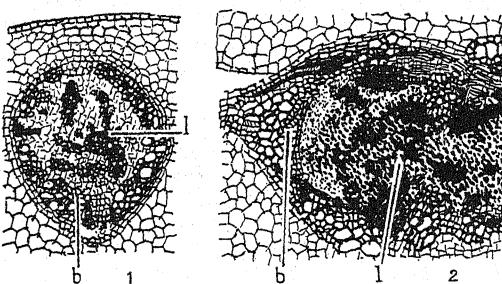


Fig. 3.— Nécrose libérienne de la Canne à sucre dans le cas de la maladie de Fidji.— 1 et 2, deux faisceaux libéro-ligneux où le liber (*l*) est altéré; *b*, bois (d'après Kunkel).

(1) Cette station de l'Est de Java a joué un rôle capital dans l'histoire du Séreh; il peut donc être opportun de connaître les noms des hommes éminents qui l'ont successivement dirigée: Kramers, premier directeur (1884, M. Kobus était alors sous-directeur); M. Wakker (1892); M. Kobus (1897); M. Van Harreveld (1917). — A l'heure actuelle (1927), d'après M. Angoulvant, son crédit annuel est de 15 millions de francs (1 542 000 florins); le traitement du directeur est de 47 400 florins (500 000 francs); celui des techniciens oscille entre 12 000 et 14 000 florins (120 000 à 140 000 francs).

On sait que M. Quanjer a désigné cette dernière maladie sous le nom de phloem-nécrose, changé par M. Pethybridge en lepto-nécrose. Mais on sait que les mots liber, phloème et leptome sont synonymes (1).

Les observations que M. Van Harreveld a eu l'occasion de faire sur une maladie très voisine du Séreh l'ont amené à conseiller une modification de la technique de Soltwedel.

Il recommande de cultiver à une altitude variant entre 750 et 900 mètres d'altitude, pendant plusieurs générations, puis ensuite de propager dans les contrées basses.

Un autre témoignage du même auteur est intéressant à citer. Ayant reçu de M. Erkelens un certain nombre de variétés de Cannes à sucre cultivées en Cochinchine pour leur identification, par comparaison avec la riche collection des variétés de Pa-sœrcean, Van Harreveld écrivait à ce dernier agronome (en 1920) : « De votre intéressante collection, nous avons envoyé dans la montagne les n°s 2, 3 et 4 (2) pour les tenir éloignés de la maladie du Séreh. »

On n'éprouve maintenant aucune difficulté pour comprendre la méthode décrite en commençant ce

mémoire, d'après M. Lyon, en 1921. Il a révélé alors un fait important dans l'histoire agronomique des Indes néerlandaises.

En 1923, M. Geerts ajoute son témoignage aux précédents

(1) Dans la maladie de Fidji de la Canne, il est vrai, M. Kunkel a révélé aussi une nécrose libérienne, mais le parasite est connu dans ce cas. Il accuse sa présence par les galles des feuilles (fig. 3). On l'a appelé d'abord *Plasmopadiophora*, puis *Northiella*, enfin *Phytamæba* (fig. 4).

(2) Le n° 2 est *Lahaina* (des îles Hawaï) ; n° 3 est *Tobæ-Baloeng* du Tengger ; n° 4 est *Djapara* blanche, autrefois largement cultivé à Java.

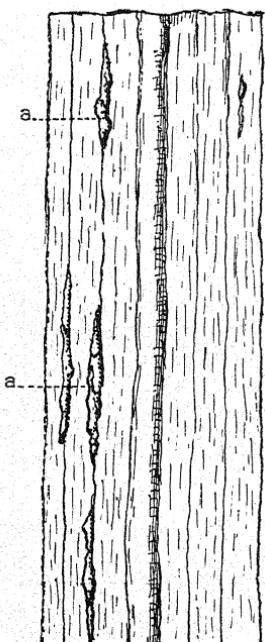


Fig. 4. — Feuille de Canne à sucre présentant des galles (a) dans le cas de la maladie de Fidji (d'après Lie et Médalla).

car, selon lui, la maladie est plus sévère dans les cultures de plaines que dans les pépinières montagnardes (1). Résultat confirmé à nouveau, en 1925, par M. Kuyper avec une grande précision. En présence d'une réapparition sérieuse du Séreh sur la variété DI52, il s'est livré à une enquête et il put se convaincre que l'emploi abusif de boutures de plaine était la cause de l'insuccès constaté. Il a montré que, pour les Cannes élevées en montagne, la proportion des individus malades est de 0 à 1,5 p. 100 ; en plaine, elle s'élève à 20 et 60 p. 100. Il attira l'attention des planteurs sur un caractère de diagnostic peu connu qui ne devait pas être négligé : la base des tiges atteintes présente une coloration grise ou rouge.

En résumé, par l'étude détaillée qui vient d'être faite, on arrive à cette conclusion que la *cure d'altitude* a été employée d'une façon continue en grand et par cela avec efficacité depuis 1889 jusqu'à ce jour, c'est-à-dire pendant *trente-huit ans*. Par conséquent, on se trouve en face d'une technique bien éprouvée par la pratique agricole, qui n'a qu'un inconvénient, c'est qu'elle est purement empirique.

En notant le résultat précédent, qui est très important, un rapprochement peut venir à l'esprit. Sans avoir vu le microbe de la rage, Pasteur a trouvé la solution pratique du problème posé par cette grave maladie. Le traitement imaginé par ce grand savant, vers 1885, a été reconnu depuis cette époque comme ayant un véritable caractère de perfection, et il a subi l'épreuve du temps.

En réalité, il n'y a aucune comparaison possible entre la découverte de Pasteur, conséquence logique de ses immortels travaux sur les fermentations, les Bactéries, le Choléra des Poules et le Charbon, et la découverte de Soltwedel, due un peu au hasard et fondée sur l'empirisme. Si, dans les deux cas,

(1) Cependant, à propos d'une maladie de racine (?), cet auteur a signalé un résultat inverse dans la proportion des malades : 15 p. 100 des types importés des hauteurs étaient contaminés, 6 p. 100 dans la plaine. Il est bon de rappeler ici que la maladie des taches oculaires (*eye leaf spot disease*) est beaucoup plus grave à 1 200 mètres ; à 800 mètres et au-dessous, le Champignon (*Helminthosporium Sacchari*) devient anodin. Il serait important d'éclaircir le point étudié par M. Geerts.

la cause du Séreh comme la cause microbienne de la rage sont demeurées inconnues, Pasteur a véritablement localisé l'agent de la maladie, il l'a même cultivé sans le voir et a reproduit la rage avec précision et une constance frappante. Le virus, bien qu'invisible, n'est donc inconnu qu'en apparence. Pour la maladie de la Canne, la cause est réellement ignorée ; c'est pour cela que le résultat obtenu est surprenant. Certes d'autres agronomes avaient fait la remarque un peu vague que l'altitude rétablit souvent la santé des plantes, mais c'est Soltwedel qui a eu le mérite incontestable et très grand de transformer cette observation accidentelle en une technique juste. Par sa ténacité, il a su convaincre les praticiens de l'exactitude de ce qu'il avançait et de l'efficacité de la cure d'altitude. Il a fait certainement ainsi une grande découverte pratique.

Ce qui caractérise un progrès qui mérite d'être qualifié grand, c'est que son importance est destinée à s'accroître avec le temps. Les applications qui en découlent sont destinées à se multiplier. Les affinités insoupçonnées à l'origine entre le Séreh et les maladies énigmatiques appelées maladies de la dégénérescence qui s'étendent à tant de plantes cultivées laissent entrevoir des conséquences nombreuses et importantes du traitement alpestre imaginé par Soltwedel en 1889.

Une autre particularité sur laquelle il y a lieu d'insister, c'est que la cure d'altitude, bien que constituant un joug pesant dont les cultivateurs de Java auraient voulu se libérer, est restée cependant nécessaire, malgré les recherches très utiles faites dans d'autres directions.

Ces dernières études doivent être maintenant passées en revue, et je dois compléter la revision des méthodes de traitement par l'examen de la deuxième partie dont il a été question plus haut.

II. — EMPLOI D'HYBRIDES ET DE GERMINATIONS DE VARIÉTÉS NOUVELLES.

Avant de penser à produire des hybrides, on s'est d'abord mis en quête de variétés résistantes.

Recherche de variétés résistantes. — A l'origine, au début de l'épidémie, on chercha à se procurer des boutures des parties de Java qui étaient encore indemnes (1), mais assez rapidement le mal s'étendit à toute l'île, et bientôt il se propagea dans l'archipel de la Sonde, à Bornéo, Banka, Bali, même dans les Straits Settlements ; le Queensland lui-même devint suspect.

On trouva, pour remplacer la Canne de Chéribon, qui avait fait la fortune de Java jusqu'en 1883, quelques Cannes étrangères bien inférieures certainement à la variété qu'il fallait remplacer : par exemple la Canne morte ou rouge de Fidji, la Canne de Manille et la Canne de Loethers. Les deux premiers types étaient, au début, absolument indemnes, mais la Canne de Loethers était parfois attaquée. Il en était de même de la Canne de Muntok ; mais la contamination était si faible qu'elle n'exerçait guère d'influence sur la culture. C'est à contre-cœur, cependant, que les planteurs les adoptèrent, car leurs qualités industrielles étaient médiocres, et rien ne prouvait que le mal ne les atteindrait pas bientôt. Il est inutile d'insister, en outre, sur un point qui est évident, c'est qu'il fallait faire des dépenses supplémentaires pour se procurer ces Cannes nouvelles.

On a remarqué qu'en introduisant des Cannes étrangères on pouvait redouter l'invasion de parasites encore inconnus dans la contrée. Aussi jugea-t-on utile de s'astreindre fréquemment à un stage préliminaire d'essai dans l'île Banka avant de faire l'introduction définitive dans l'île de Java. Nous verrons, un peu plus loin, un exemple d'une pareille

(1) En 1896, selon M. Went, il y avait du Séreh dans toute l'île de Java. La région de Tangeräng, réputée longtemps indemne, fut aussi contaminée. Il devenait indispensable de s'adresser aux plantations des montagnes.

expérimentation en deux temps à propos d'une Canne d'origine indienne appelée Chunnee.

Dans son beau travail sur la sélection chimique de la Canne à sucre, publié dans les *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, en 1902, M. Kobus dit qu'on s'est d'abord mis en quête de variétés nouvelles afin de découvrir celles qui résistaient à la terrible maladie du Séreh; on commença par éliminer les plantes pauvres en sucre. On eut bientôt une magnifique collection de 500 variétés de Cannes de toutes les origines et de contrées très diverses (1), comme de juste. Mais rapidement, d'élimination en élimination, il n'en subsista qu'une douzaine, qui furent réservées en vue de l'expérimentation sur une vaste échelle. En fait, le plus souvent, le triage se faisait tout naturellement, car les plantes en très grand nombre succombaient au Séreh, et l'analyse chimique des autres permettait, à cause de la faible teneur en sucre, d'enachever l'élimination.

L'épreuve en grande culture réserva beaucoup de déboires, car la quantité de sucre obtenu à l'hectare était faible, et les planteurs de la résidence de Chéribon étaient habitués à d'autres résultats. Ces tâtonnements premiers conduisaient à conclure qu'il était préférable de se résigner aux *dépenses très onéreuses découlant des cultures montagnardes*, car elles permettaient de conserver la variété de choix cultivée depuis de longues années, qui pouvait se maintenir indemne de maladie, au moins très temporairement et approximativement (2).

Mais il y avait une autre méthode à laquelle on avait songé dès l'origine, qui exigeait des travaux très longs et difficiles : c'était la sélection.

Sélection des boutures. — C'est le principe employé pour tant d'autres plantes, avec lequel on a obtenu des résultats bien connus : choix des plantes les meilleures et les plus

(1) Au début, on avait 350 variétés à Pascerœan ; en 1920, il y en avait 2 000.

(2) Dans la campagne sucrière 1919-1920, la Canne noire de Chéribon occupait encore 1 398 hectares.

mauvaises pour agrandir le fossé qui les sépare. M. Edson à la Louisiane (1894), M. Bovel à la Barbade (1897, 1898), M. Boname à Maurice (1897) ont fait de premiers essais dans cette direction, en suivant d'une part la descendance de pieds de Canne les plus riches en sucre et en la comparant à celle des pieds les plus pauvres.

Plusieurs faits obtenus furent très encourageants ; d'autres furent contradictoires ; finalement, les auteurs précédents renoncèrent à leur entreprise.

M. Kobus fut plus persévérand, et sa ténacité fut récompensée. Pendant quatre années, il fit un nombre extraordinaire d'analyses chimiques : 30 000 à 40 000 furent menées à bien par lui ou ses aides à la station de Pascercean. Au lieu d'opérer sur quelques plantes, il étendit son enquête chimique sur un très grand nombre d'échantillons appartenant aux descendances des individus les plus riches en sucre et les plus pauvres.

Il étudia, par exemple, la variété Fidji (des îles de ce nom) et la variété Kerah de Sumatra. Dans le premier cas, il analysa 137 plantes comprenant 545 tiges ; dans le second, 116 plantes présentant 535 tiges. Il fit des courbes représentant les variations de la teneur en sucre. Il portait sur un axe, celui des *x*, le nombre de tiges pour lesquelles il avait rencontré une certaine teneur en sucre et, sur l'axe des *y*, le tant pour cent de sucre correspondant. Il obtint des courbes distinctes avec les tiges mères.

Il recommença ses analyses pour les descendances de Cannes riches et de Cannes pauvres. Il trouva, par exemple, pour la Canne Fidji :

Descendance de types riches en sucre.	{ Tant pour cent de sucre.....	13,2
	{ Poids moyen des boutures	3 ^{kg} .009
Descendance de types pauvres en sucre.	{ Tant pour cent de sucre.....	11,7
	{ Poids moyen des boutures	2 ^{kg} .547

Les résultats qui ressortent de ce travail sont les suivants : 1^o les races les plus riches en sucre sont *plus lourdes* que les plus pauvres ; 2^o dans la plupart des cas, les plantes riches en sucre donnent une *descendance riche en sucre* ;

3^o les plantes lourdes sont *plus riches que les plantes légères.*

La sélection a donc conduit à des résultats importants et pratiques en associant deux caractères : 1^o le poids absolu ; 2^o la richesse en sucre.

Il est indispensable, dans les recherches faites en vue de perfectionner les plantes, d'associer l'étude des deux caractères précédents, car en partant seulement des poids élevés, on n'aboutit pas.

Ce travail de sélection se trouve accéléré, d'après la remarque de l'auteur, parce qu'il est effectué avec des Cannes de six mois. Il n'insiste pas sur un point, c'est que cette durée de six mois est justement celle des *cultures montagnardes*.

Chose assez inattendue, la richesse saccharine favoriserait la résistance au Séreh. L'auteur affirme avoir obtenu ce résultat au cours de la troisième année par 12 000 observations individuelles.

La méthode de sélection élaborée par M. Kobus est tellement simple que les boutures sélectionnées par lui reviennent à peine à 5 p. 100 plus cher que celles qu'on se procure habituellement dans le commerce.

L'auteur ajoute que la constitution du terrain sur lequel les expériences sont faites importe beaucoup, et il est nécessaire, autant que possible, de prendre des parcelles de recherches petites.

D'autre part, il a appliqué cette technique à la Canne de Chéribon (à la culture de laquelle les planteurs de Java n'avaient renoncé qu'avec tant de peine à cause de sa richesse) ; il a constaté (par 20 000 analyses, dit-il) que la descendance de types pauvres de cette variété est pauvre en sucre ; la descendance de types riches est au contraire riche et de plus *faiblement attaquée par le Séreh*. Ce dernier résultat surprend un peu.

Les faits précédents paraissent tellement beaux que je suis pris d'un peu de défiance. N'oublions pas que ce travail a paru en 1902. D'après ce qui précède, le Séreh pouvait être considéré comme terrassé ; il ne devait plus être nécessaire de s'embarrasser des cultures montagnardes si onéreuses et

si compliquées. Or, depuis cette date, la cure d'altitude a continué à opérer ses effets bienfaisants d'après MM. Van Harreveld, Lyon, Kuypers, etc., et c'est toujours elle que l'on emploie aujourd'hui. Cela amène à penser que la sélection chimique n'a probablement pas donné tous les résultats pratiques qu'on attendait d'elle (1). Je suis par cela même conduit à envisager d'autres essais intéressants entrepris en vue de faire germer les graines de la Canne.

Quand on a abordé ce problème, un obstacle s'est présenté tenant à ce qu'en culture la Canne ne fleurissait pas : c'était la conséquence du bouturage de la plante. On sait que souvent ce résultat découle de l'emploi du mode de multiplication asexuée. Sous l'influence de l'état pathologique créé dans la plante de Chéribon par le Séreh, la flèche apparaissait, au contraire, fréquemment, mais les fleurs demeuraient, il est vrai, stériles et les graines ne se formaient pas.

Germination de la Canne. — C'est encore Soltwedel qui, en 1887, découvrit des graines bien formées sur des pieds de Canne retournés à l'état sauvage et qui réussit à obtenir la germination (2). Cette observation a eu une grande portée pour l'évolution de l'industrie sucrière à Java, car bientôt le même résultat fut étendu par lui à un grand nombre de variétés cultivées.

Beaucoup de chercheurs suivirent la trace de l'auteur hollandais. En particulier, M. Boname à Maurice fit d'intéressantes remarques sur les Cannes de semis ; il constata qu'elles sont généralement inférieures, et un petit nombre d'entre elles survivent à la sélection.

La fertilité une fois née s'accélère : les variétés de semis

(1) Divers auteurs ont dit que la sélection pour augmenter la richesse saccharine à Java, à La Barbade, à Maurice, n'a pas donné de résultats bien notables.

(2) D'après une remarque intéressante faite par Gaston Landes (*Rev. cult.-coloniales*, t. IX, no 8, p. 259, 5 nov. 1901), c'est Rouf qui, à La Martinique, a observé le premier, en 1879, la germination accidentelle des graines de Canne ; il n'en a rien tiré d'utile malheureusement. On peut mentionner ici que Dutrône, botaniste français, donna le premier une description de la fleur de la Canne à sucre dans un ouvrage intitulé : *Précis sur la Canne à sucre*, 1791.

ont une tendance à produire aux générations suivantes des graines fertiles.

Quand on récolte des graines, il faut attendre le moment où les épillets se détachent d'eux-mêmes : c'est seulement alors qu'ils ont atteint la maturité. Les poils qui accompagnent la fleur et les graines gênent la germination. On les élimine en frottant. On sème très dru, tout de suite après la récolte, car la faculté germinative se perd très vite ; on emploie une terre très meuble. Les semences lèvent en quelques jours. On les repique quand elles ont 10 centimètres dans de petits paniers de bambous ou de vaquois.

Parmi les auteurs qui se sont occupés des semis de Canne avec le plus de persévérance et, peut-on dire, avec le plus de succès, on peut citer M. Kobus. En 1901, il disait déjà qu'il avait poursuivi ses essais sur cette question depuis treize ans. Les semences se développent très bien à Java. En semant en mai et juin, dans une terre grasse, en plein soleil, en arrosant deux fois par jour, la levée se fait avec une grande régularité. On repique au bout de quarante ou cinquante jours. La mise en place s'effectue trois à quatre semaines après.

Les petites plantes sont délicates, elles sont maintenues sous irrigation si la saison est sèche. La première plantation est irrégulière ; certains pieds disparaissent peu à peu, d'autres subsistent chétifs. Au bout d'un temps variable, six mois si on opère en montagne, un an en plaine, les tiges les plus belles sont divisées en tronçons.

En 1901, les Cannes issues de semis étaient cultivées sur une surface de 6 000 hectares (en montagnes?). Cela indique bien une opération entrée complètement dans la pratique agricole. Mais cette question de la germination devait inévitablement se trouver liée à celle de l'hybridation.

Hybridation de la Canne. — M. Wakker a songé le premier à réaliser l'hybridation de la Canne à sucre. En étudiant attentivement la Canne de Chéribon qui fleurissait, — et ceci, comme je viens de le dire, s'observait fréquemment depuis l'épidémie de Séreh, — elle ne donnait jamais de

graines ; il remarqua que c'était le pollen qui était la cause de l'infertilité. La constitution du pistil était normale et l'ovule susceptible de fécondation. Cette constatation était importante, elle amenait à penser qu'on aurait des graines si on employait un pollen étranger actif.

Guidé par les faits précédents, M. Kobus eut l'idée de semer des rangs alternatifs de plantes à pollen fertile et de Cannes à ovaire normal. Il réalisa ainsi un dispositif expérimental qui avait été employé au XVIII^e siècle par Tillet pour étudier le Charbon (*Ustilago*) des céréales (1).

De quelles plantes exactement se servirent M. Wakker et M. Kobus (qui était sous ses ordres à Pasceroean) ? On ne le sait pas très bien. En 1901, Gaston Landes dit bien que c'est sur la Canne de Chéribon qu'on opéra d'abord. Cela se conçoit aisément, puisque c'était surtout cette plante qui avait périclité par le Séreh.

La Canne de Chéribon noire a été trouvée en 1850 dans une plantation de Cannes par Gonsalves dans la résidence de Chéribon à Java. Elle a joui d'une grande célébrité à partir de 1865, où elle se substitua à la Canne Djapara blanche (2). La Chéribon noire s'implanta dans toutes les cultures ; grâce à des méthodes perfectionnées, son rendement s'éleva jusqu'en 1887. Alors il y eut un fléchissement très important ; c'était la crise sucrière qui s'accusait, due à la maladie du Séreh, dont la présence était bien certaine depuis 1882 (3).

Ces premiers essais de croisement ont-ils échoué ? C'est

(1) Tillet, en 1756, semait une rangée de grains de Céréales propres et en alternance avec une rangée de grains qui avaient été roulés dans de la poussière charbonneuse d'*Ustilago*. Un grand nombre de ces derniers prirent la maladie. Ce résultat étrange, qui paraissait tenir du sortilège, étonna beaucoup les contemporains. Louis XV vint visiter ce champ d'expérience à Versailles ; éclairé sur l'explication du phénomène, il voulut le faire connaître dans son royaume et fit écrire par son capitaine des chasses, M. Le Roy, une lettre au philosophe Diderot. C'était le moyen, employé à cette époque, où les journaux n'existaient pas, pour divulguer une vérité importante pour l'agriculture.

(2) La variété Djapara blanche ne se rencontre plus aujourd'hui que dans les restaurants indigènes comme « Canne à manger », c'est-à-dire comme un fruit.

(3) C'est en 1882 que la maladie fut signalée à Ardjawinangoen, dans la résidence de Chéribon. Elle existait avant, depuis 1875, d'après Sollewijn Gelpke, Prins.

possible. En tout cas, ils n'ont peut-être pas abouti à quelque chose de pratique.

Si l'on en croit ce qu'a publié M. Erkelens, en 1920, sur l'histoire très obscure de ces tentatives de début, le premier hybride obtenu officiellement serait le 100POJ. Il serait dû à M. Wakker et aurait été créé à l'Institut de Pascoëean en 1893. Sa parenté surprend un peu :

Canne rouge foncé de Bornéo × Canne Louzier (1).

Cette Canne 100POJ est précoce, très sucrière, de plus en plus cultivée depuis 1900 ; à l'heure actuelle, elle occupe le dixième de la surface plantée en Canne de Java.

Lorsque M. Kobus succéda à M. Wakker comme directeur de la station d'essais de Pascoëean, il entreprit un voyage aux Indes Anglaises, et il rapporta quelques Cannes minces dures et coriaces ; parmi celles-ci, la Canne Chunnee est la plus intéressante.

Il croisa cette variété sauvage avec des types déjà obtenus antérieurement, 36POJ et 139POJ. C'est en 1897 qu'il obtint ces types nouveaux, qui étaient caractérisés par l'association de propriétés sucrières et de résistance au Séreh.

Le travail publié par M. Brandes, en 1925, sur l'obtention des hybrides de Cannes n'est pas tout à fait d'accord avec l'exposé qui précède de M. Erkelens.

Les fameux hybrides POJ ont été obtenus (M. Brandes n'indique pas à quelle époque) en croisant avec Chunnee avec les Cannes nobles (il désigne sous ce nom : Bourbon, Cristalline, Rubanée). Il précise qu'ils sont dus à M. Kobus.

Évidemment, à l'origine, les résultats des croisements n'ont pas été publiés. Des intérêts importants s'y opposaient.

En faisant intervenir la Canne Chunnee dans la production des hybrides, M. Kobus a eu une très heureuse inspiration. En surajoutant à la méthode précédente la sélection chi-

(1) Louzier est une Canne importée de Maurice à Java, avant 1888. D'après M. Boname, elle dériverait de Mignon (introduite à Maurice de Nouvelle-Calédonie) par mutation de bourgeon. Elle a été longtemps cultivée dans cette île. Elle y est remplacée maintenant par Big Tana blanche.

mique, il a pu fournir aux planteurs des variétés de choix qui pouvaient, à ce qu'il affirme, donner 15 à 21 tonnes de sucre à l'hectare.

On conçoit que cet auteur ait pu dire que l'amélioration de la Canne par le croisement donnait la solution du problème posé plus haut. Il semble encore, comme j'ai eu déjà l'occasion de le mentionner, que l'auteur force un peu la note. Certainement le résultat obtenu était très intéressant, mais ce n'est pas lui qui devait conduire à la solution définitive et pratique d'une question difficile.

On peut se demander pourquoi cette intervention de cette Canne Chunnee a été efficace ? C'est qu'elle a infusé, comme on va le voir, une *rusticité montagnarde* à la Canne de Chéribon dégénérée par un excès de culture asexuée et surtout par un climat équatorial déprimant.

Quels sont les caractères de cette variété ? M. Kobus, qui l'a étudiée attentivement (ainsi que la variété Puri, également du nord de l'Inde), remarque que sa tige est mince et sans aucune valeur industrielle. Chunnee et Puri sont deux types qui n'ont été expérimentés à Java qu'après une quarantaine de plusieurs années dans une île voisine (il s'agit vraisemblablement de l'île Banka), où le Séreh existait. Grâce à cet essai préliminaire, on put se convaincre qu'il n'y avait pas à craindre avec ces deux variétés l'apparition d'aucune maladie nouvelle ; en outre, on constata que leur résistance au Séreh était remarquable.

Ces deux races indiennes se distinguaient non seulement par la gracilité de leurs tiges, mais par une tendance très accusée à la ramification. Tandis que sur les variétés Fidji et Kerah des îles Fidji et de Sumatra, il se formait trois à quatre branches sur les boutures, il en apparaissait dix sur Puri et seize sur Chunnee, par suite de l'abondance des divisions de deuxième et de troisième ordre. Tandis que, dans les variétés des contrées chaudes à tige épaisse, ce sont surtout les rameaux-mères qui arrivaient à maturité au point de vue du sucre, dans les deux types sauvages à tige mince beaucoup de ramifications secondaires et tertiaires réalisaient la maturité sucrière. Aussi, par la sélection des tiges riches et pauvres

en sucre, n'arriva-t-on pas à des résultats aussi nets que ceux mentionnés plus haut.

Par exemple, avec la variété Chunnee, on obtint :

Descendance d'un type riche en sucre.	{ Tant pour cent de sucre.....	11,35
	Poids moyen des boutures	2 ^{kg} ,054
Descendance d'un type paupière en sucre.	{ Tant pour cent de sucre.....	9,7
	Poids moyen des boutures	3 ^{kg} ,118

Je viens d'affirmer le *caractère montagnard* de la variété indienne Chunnee, qui a servi de pied mâle pour le croisement et qui a eu un beau succès. A mon sens, on n'a pas assez insisté sur le caractère alpestre de cette plante. Parmi les auteurs qui se sont exprimés avec le plus de netteté à son sujet, je citerai M. Brandes, qui dit nettement que, selon M. Barber, la Canne Chunnee est indigène sur les *contreforts de l'Himalaya*.

Au Congrès d'agriculture tropicale tenu à Londres en 1914 (du 23 au 30 juin), M. Barber a publié deux études extrêmement intéressantes sur la question de l'origine des Cannes indiennes. Il insiste sur ce fait que les Cannes indigènes de l'Inde diffèrent grandement de celles rencontrées sous les tropiques. Il décrit le *port d'herbe* des premières, leur aspect grêle, leur tige mince. Toutes ces particularités ont tellement frappé plusieurs voyageurs qu'ils n'ont même pas reconnu la Canne à sucre dans ces plantes.

Des observateurs compétents ont suggéré qu'elles sont d'une descendance autre que le *Saccharum officinale* et qu'elle sont nées d'une espèce séparée de *Saccharum* sauvage. Il y a cependant des Cannes épaisses dans le nord de l'Inde ; elles sont appelées localement « Paunda », mais elles sont étrangères ; elles sont seulement cultivées dans des conditions spéciales près des grandes villes ; leurs boutures sont fortement fumées, et à la récolte les tiges sont utilisées « comme des fruits » : les morceaux en sont vendus dans les bazars à bas prix pour la mastication. Plusieurs de ces Cannes épaisses ont dégénéré, et il est alors un peu difficile de les distinguer des Cannes véritablement locales « desi ». C'est toujours dans la partie très septentrionale de l'Inde que cette dégéné-

rescence s'observe. Dans la région froide du Pundjab, on trouve en culture des Cannes très différentes : elles sont très grèles, petites, tallant beaucoup ; les plus rustiques ressemblent aux herbes sauvages du genre *Saccharum* de la même région. Cette zone où ces plantes se rencontrent se trouve jusqu'à 1 000 milles au sud de l'Himalaya, et la largeur de la contrée est de 100 à 300 milles ; elle s'étend du Brahmapoutre aux régions tributaires de l'Indus, de Bihar et de l'Assam au sud-est, du Pundjab au nord-ouest. Ce pays est froid l'hiver, la gelée est une chose régulière. Le sol est aisément perméable, et près de l'Himalaya les districts de la montagne inférieure sont bien pourvus d'eau. On conçoit que le facteur limitant la culture de la Canne dans cette région nord est la chaleur quand elle devient insuffisante. L'extension de la surface consacrée à ces plantes est de 2 à 3 millions d'acres. Le climat est mieux adapté au Blé qu'à la Canne. Les constatations faites dans cette contrée soulèvent le problème de l'origine de cette plante cultivée ; je reviendrai plus loin sur cette question. Le *Saccharum spontaneum* ressemble aux deux principales Cannes du district de Gurdaspur : Katha et Dhaulu. Ce type spontané est très sensible à la culture et donne soit l'une, soit l'autre de ces dernières variétés. Ces plantes ont une rusticité remarquable pour résister à la sécheresse et au froid ; quand l'eau leur arrive, elles croissent avec une rapidité supérieure même à celle des Cannes géantes des tropiques. La culture de ces Cannes est évidemment très ancienne dans ce pays : le gur (ou sucre) est un aliment nécessaire aux indigènes, et, bien qu'ils puissent le faire venir maintenant par chemin de fer, ils préfèrent leur vieux produit national à celui qui viendrait de l'étranger.

M. Barber (1) a étudié dans cette région 60 variétés qu'il

(1) M. Prinsen Geerligs (1927) désigne maintenant sous le nom de *Saccharum Barberi* les nombreuses variétés du nord de l'Inde britannique, dont la tige, présentant un bon tallage, est ligneuse et à jus peu sucré. Elle résiste aux températures basses, à la sécheresse, à l'humidité, aux vents violents, aux attaques des chacals, des insectes, des maladies cryptogamiques. Selon lui, en 1899, M. Kobus utilisa la Canne Chunnee, du groupe *Saccharum Barberi* ; il obtint ainsi de nombreuses variétés dont les plus connues sont POJ36, 213 et 336. Ces variétés ne sont plus cultivées à Java.

rattache à quatre types : Chin, Nagori, Rheora et Pansahi, qu'il examine au point de vue du port (dressé ou couché à plat sur le sol), du tallage, etc. Il signale que les premières pousses sont obliques comme dans le Cheni et Saretha. Évidemment, on entrevoit pour la première de ces deux plantes une dénomination indienne qui évoque le mot de Chunnee employé à Java.

Toutes les remarques qui viennent d'être faites sont intéressantes au point de vue de la maladie de la Canne des Indes néerlandaises. Puisque la culture en montagne avait amélioré déjà grandement la situation agricole de ces îles, il était naturel de penser qu'en cherchant à donner à la Canne javanaise la rusticité montagnarde à l'aide des Cannes qui viennent d'être mentionnées on aurait des résultats intéressants. C'est un raisonnement qui paraît aujourd'hui naturel ; est-il venu à l'esprit de ceux qui ont tenté le croisement ? Je n'oserai le dire. Le hasard a pu jouer un rôle important dans la recherche de l'hybride idéal qui devait concilier deux caractères en apparence si difficilement associables : le fort tonnage en sucre et la résistance au Séreh. Si l'emploi des hybrides où entrait Chunnee se faisait en continuant l'emploi de pépinières de boutures sur les montagnes, on pouvait dire que, dans ce cas, le traitement avait un *double caractère montagnard*.

Origine et qualités des hybrides entrés dans la pratique. — Plusieurs de ces hybrides sont désignés par des symboles variés qui ne peuvent renseigner que les initiés, mais qu'il est bon d'expliquer, quand on en a la possibilité. On peut mentionner notamment ceux qui sont connus par les symboles POJ, qui correspondent aux trois premières lettres des trois mots « Proefestation Oost Java » ou Station expérimentale de l'Est de Java, c'est-à-dire Pasœrœan. On comprend tout de suite l'intérêt de tels hybrides, puisqu'ils sont liés au laboratoire célèbre où se sont faits les grands travaux qui devaient conduire à la rénovation de la Canne à sucre.

Parmi ces hybrides POJ, on peut signaler POJ36, POJ213, qui, en plus de leur richesse en sucre, accusaient une grande vigueur, une résistance aux maladies et au froid, qualités

qui sont celles que l'on connaît chez Chunnee. M. Cross remarquait, en 1922, que les propriétés précédentes sont dues à ce que Chunnee croît dans l'Inde septentrionale, c'est-à-dire dans des conditions défavorables. L'influence de cette dernière variété explique aisément comment les hybrides en dérivant sont les meilleures variétés pour les contrées relativement froides aux limites (septentrionales ou méridionales) de la zone intertropicale : Argentine, Louisiane, Espagne, Formose.

Résistance au froid et résistance au Séreh sont des qualités voisines. Cela se conçoit, puisque le traitement montagnard permet de lutter efficacement contre la maladie de la Canne ; l'infusion de caractères alpestres par hybridation devait avoir le même résultat au point de vue curatif.

D'après M. Brandes, qui, en 1925, a publié des renseignements très intéressants sur les hybrides de la Canne, le croisement :

Chunnee × Black-Chéribon a donné Louisiane pourpre ou Louisiane rubanée
= Striped Preanger.

Cette obtention, selon lui, est due à M. Kobus, et la résistance au Séreh a été un véritable succès. La résistance au froid est venue par surcroît, car, en réalité, M. Kobus ne travaillait pas pour l'obtenir : au point de vue de Java, il n'avait pas à se préoccuper de cette question. Il y a lieu de remarquer que les variétés ainsi créées sont assez minces, mais fournissent beaucoup à la touffe. Leur système radiculaire pénètre profondément, et il est supérieur à celui des Cannes nobles comme Chéribon de Java ; en s'enfonçant avant en terre, les organes souterrains sont plus aptes à résister à la sécheresse. M. Brandes reconnaît que ces types hybrides sont fibreux, de sorte que la coupe en est onéreuse, et ils exigent des moulins puissants.

Un autre type de l'Inde appelé Saretha, dont il a été question plus haut, a été également croisé avec les Cannes nobles (Bourbon, Cristalline, Rubanée). Une hybridation semblable a été réalisée avec la Canne sauvage (*Saccharum spontaneum*).

Sous ce dernier nom, on envisage surtout deux types

distincts : Kassoer et Glagah. Kassoer a été trouvé par Soltwedel sur le mont Tjérémé à Java, au pied de la hauteur, dit-on ; mais, d'après ce qu'on sait par ce qui précède, l'idée de l'influence montagnarde vient d'autant plus naturellement à l'esprit que cette plante résiste au Séreh (1). Kassoer, croisé avec Chéribon noir, a donné Tjejering 24, qui s'est un peu répandu dans les cultures ; pas beaucoup, cependant, car, en 1920, il ne constituait que le centième de la surface plantée en Canne de l'île Java. Parmi les hybrides de Kassoer et des Cannes nobles, on mentionne : POJ2221, 2222, 2354.

La Canne sauvage de l'Inde Glagah est aussi très résistante au Séreh ; malheureusement aussi ses qualités sucrières sont nulles (en général il y a concomitance de ces deux propriétés ; c'est pourquoi j'ai été un peu surpris, plus haut, quand j'ai mentionné que M. Kobus affirmait avoir réalisé, — chose idéale, — la résistance associée chez Chéribon avec la richesse sucrière ; tout fait supposer que ce succès a été sans lendemain). Cette Canne Glagah a communiqué jusqu'à ce jour à sa descendance hybride cette propriété de résister au Séreh. Il a d'ailleurs été nécessaire d'atténuer l'influence de Kassoer comme celle de Glagah par des croisements successifs avec des variétés sucrières ; on a pu ainsi obtenir, affirme-t-on, des propriétés sucrières notables et cependant encore assez de résistance au mal. On voit combien toutes ces questions sont intéressantes pour la biologie ; aussi on ne saurait trop déplorer que les questions économiques qui se mêlent à l'histoire de l'obtention de tous ces hybrides aient empêché les obtenteurs de publier avec précision toutes les propriétés qu'ils observaient.

Parmi les croisements du deuxième degré, on peut signaler :

$$\begin{aligned} 100 \text{ POJ} \times \text{Kassoer} &= 2364 \text{ POJ}. \\ \text{Chunnee} \times \text{Black-Chéribon} &= 1410 \text{ POJ}. \end{aligned}$$

(1) D'après M. Erkelens, les semis de Kassoer par autofécondation n'ont pas donné une descendance fixe, ce qui montrerait que l'on n'aurait pas affaire, dans ce cas, à une espèce pure, mais à un hybride naturel. D'après M. Prinsen Geerligs (1927), on a réussi, en 1917, à obtenir une variété identique à la Kassur (Kassoer ?) en croisant *S. spontaneum* avec une Canne noble (croisement de Chéribon et Fidji).

L'association des deux types précédents a donné un hybride de troisième degré :

$$2364\text{POJ} \times 1410\text{POJ} = 2752\text{POJ}.$$

Les hybrides ont donc été en se multipliant beaucoup à Pasoecean. Certains d'entre eux ont eu peu de succès et ont été éliminés. D'autres, au contraire, ont eu une fortune presque prodigieuse. Leurs germinations, propagées par les cultures de montagne, ont permis de les répandre rapidement : on leur assurait ainsi une rusticité remarquable, rusticité voulant dire résistance au Séreh ; en même temps une multiplication intense permettait de satisfaire à toutes les demandes. Ce travail double était dévolu à Pasoecean. C'était uniquement pour les planteurs que travaillait le laboratoire : cela se comprend aisément, puisqu'il avait été fondé exclusivement par leurs subsides (sans aucune subvention de l'État) et entretenu de même. La justification de l'existence d'une telle institution dépendait exclusivement des services rendus aux fabricants de sucre souscripteurs (1).

Parmi les hybrides les plus estimés, on peut citer EK28, qui, d'après M. Van Harreveld, occupait, en 1922, 56 800 hectares, c'est-à-dire 39 p. 100 de la surface plantée en Canne à sucre à Java.

Par ordre d'importance des autres variétés, le même auteur mentionne, à la même date :

DI52.....	18,5	p. 100	90F	3,25	p. 100
247B	17,25	—	SW ₃	2,5	—
EK ₂	6,5	—	2714POJ	2	—
100POJ	4	—	2725POJ	1,5	— (2)

(1) Cette merveilleuse institution privée (chaque planteur syndiqué payant 5 fl. 5 par bouw cultivé) comprend : un laboratoire de botanique, un de bactériologie, un pour la bactériologie du sol, un laboratoire d'entomologie, un laboratoire de physique, un laboratoire de chimie.

Il y a un petit amphithéâtre, qui est spécialement destiné aux planteurs qui viennent, quand ils sont convoqués, entendre l'exposé de découvertes secrètes faites par le laboratoire et qui ne doivent être connues que des intéressés.

(2) La campagne sucrière 1919-1920 marque des différences avec les résultats précédents et indique les progrès et transformations de l'évolution de la culture. (Voir suite p. 330.)

Cela fait 95,5 p. 100 de la surface totale cultivée à Java en Canne.

Cela renseigne sur l'ampleur des efforts faits pour lutter contre la maladie par l'hybridation.

L'origine de l'hybride EK28, dont on vient de signaler le premier rang à Java, est restée longtemps obscure ; cependant M. Erkelens, en 1920, a mentionné la parenté suivante probable :

Bandjermasin-hitam × Canne Fidji.

Bandjermasin-hitam est le nom javanais de la capitale de Bornéo ; les Hollandais appellent encore cette Canne : Canne rouge de Bornéo. Elle entre aussi dans le croisement suivant :

Rouge foncé de Bornéo × Louzier = 100POJ.

A un deuxième degré de croisement, on a eu 2364POJ, dont les parents ont été mentionnés plus haut.

Un croisement de troisième degré a été le suivant :

2364POJ × EK28 a donné 2714 et 2725POJ2878 (1).

La Canne Fidji ou Canne morte dont il vient d'être question, ancienne variété de Java, existait en 1891 dans diverses plantations. Elle entrerait dans 247B et 247POJ.

Je mentionnerai en effet encore les origines suivantes :

247B = Canne Chéribon × Canne Fidji.

DI52 et SW3 = Canne Batjan × Canne Chéribon.

A cette date, les surfaces plantées en bouws (0^{ha},9076) se répartissent ainsi :

EK28	63 702	bouws.	F90	6 294	bouws.
247B	53 450	—	SW3	3 663	—
DI52	27 866	—	Chéribon noir.....	1 398	—
100POJ	19 797	—	Tjep. 24	2 097	—
EK2	12 608	—	Autres variétés	12 608	—

F signifie Fabricius (directeur de sucrerie).

EK — E. Karthaus (pépiniériste).

SW — Sempel Wadak (sucrerie ayant tenté des essais).

B — Bourcierius (directeur de sucrerie).

(1) POJ2878, d'après M. Prinsen Geerlegs (1927), est pleine de promesse. Il dit qu'elle doit à son ancêtre sauvage (Kassoer) son extrême vitalité et sa résistance aux maladies. En 1925, elle a été cultivée sur les trois quarts des plantations à Java ; en 1926, sur 26 p. 100, et en 1927 (récolte de 1928) on prévoit 40 p. 100. En 1928, on espère en récolter 75 000 hectares.

En admettant que les parentés qui viennent d'être mentionnées soient bien exactes, le caractère montagnard des parents directs ou indirects de ces hybrides simples ou composés ne se reconnaît pas ou peu. Dans ce cas alors, il ne faut plus parler de traitement montagnard double, mais de *traitement alpestre simple*, suivant l'ancien type.

Après avoir cherché à infuser le caractère montagnard aux hybrides en vue d'affranchir le planteur de la nécessité d'avoir recours aux pépinières alpines, on s'est aperçu que l'on faisait fausse route. Malgré le long travail nécessaire par l'obtention des hybrides, on s'est résigné à payer encore le gros tribut réclamé pour l'obtention de boutures cultivées sur les hauteurs. Quand ce résultat a été définitivement établi, on a renoncé à chercher à infuser la rusticité montagnarde aux hybrides, et l'on a eu recours aux croisements entre types équatoriaux. Cette méthode était évidemment dangereuse; mais, en renforçant la technique de préparation des boutures, on a sans doute paré à ce péril, et c'est peut-être ainsi qu'a été imaginé le traitement en trois étapes décrit par M. Lyon en 1921, qui a tant surpris ce praticien.

Le fait mentionné plus haut par M. Kuyper, en 1925, pour l'hybride DI52, montre bien que, si l'on néglige le traitement alpestre, le planteur va à un échec grave.

Importance économique de la cure d'altitude. — En faisant l'addition des différents pourcentages qui ont été mentionnés dans le tableau précédent (p. 329 et 330) des différents hybrides cultivés à Java, on arrive au chiffre 95,5 et, d'après d'autres documents, à 99 p. 100. On peut donc dire que la *surface entière* des champs de Cannes à sucre cultivés à Java est occupée par des *hybrides qui ont été fabriqués de toutes pièces pour lutter contre le Séreh* et pour avoir un fort tonnage en sucre.

Cette remarque est importante ; elle est indispensable à noter pour apprécier l'effort colossal qui a été fait en vue de lutter contre un ennemi singulier, qui est resté inconnu et invisible.

Si l'effort a été immense, le résultat semble avoir été également d'une envergure extraordinaire.

Lorsque le Séreh a fait son apparition en 1883, les planteurs ont nettement saisi la gravité du mal qui les menaçait de la ruine. Or, très rapidement, la situation s'est trouvée changée. Le désastre ne s'est pas abattu sur l'île de Java, malgré l'extension rapide sur toute l'île d'une maladie qui a été qualifiée par tout le monde de terrible ; le pays a pris depuis l'épidémie un essor inattendu, et il n'a pas tardé à se placer à la tête des pays producteurs de Canne à sucre dans les contrées tropicales. Depuis 1884 jusqu'à l'heure présente, le progrès a été continu : la surface cultivée en Canne a été en s'accroissant avec régularité, en même temps que progressait d'une manière également uniforme la production en sucre à l'hectare.

Il y a plus : lorsque, vers 1900, une crise terrible se manifesta sur toute la culture sucrière tropicale, Java tient tête à la tempête en conservant son premier rang.

En 1899-1900, d'après Licht de Magdebourg, la production totale dans le monde de la Canne à fléchi ; elle est tombée à 2 700 000 tonnes, tandis que la Betterave atteignait le total de 5 370 000 tonnes. On sait que cette situation a été créée par l'Allemagne, qui, par un coup d'audace, avait organisé les primes à l'exportation, de sorte que sa production avait atteint 1 710 000 tonnes. L'Autriche, la Russie, la France, la Belgique avaient suivi. Il en était résulté un déséquilibre mondial qui avait eu un retentissement immense sur tous les pays tropicaux. Java maintint sa production de tête pour la Canne avec 650 000 tonnes (États-Unis, 370 000 tonnes ; Cuba, 300 000 tonnes ; îles Hawaï, 250 000 tonnes, etc.).

Si, comme je viens de l'avancer, c'est grâce en grande partie à la découverte de Soltwedel que ce résultat est dû, il n'y a pas à hésiter un seul instant à dire que ce savant a rendu un service immense à son pays. Il n'a malheureusement pas pu jouir de son triomphe, puisqu'il mourut en décembre 1889.

Voici, d'après M. Prinsen Geerlings, la situation de l'industrie sucrière à Java de 1889 à 1914, d'après *l'International Sugar Journal* de 1914 :

	Maximum.	Maximum.
Surface cultivée en hectares ..	148 000 (1914)	52 000 (1893)
Kilogrammes à l'hectare.....	10 792 (1911)	7 055 (1894)
Tonnes	1 466 628 (1911)	333 012 (1889)
Millions de francs.....	390,430 (1912)	150,32 (1902)

Les Indes néerlandaises tiennent aujourd'hui le deuxième rang après Cuba comme producteur de sucre (il y a quelque

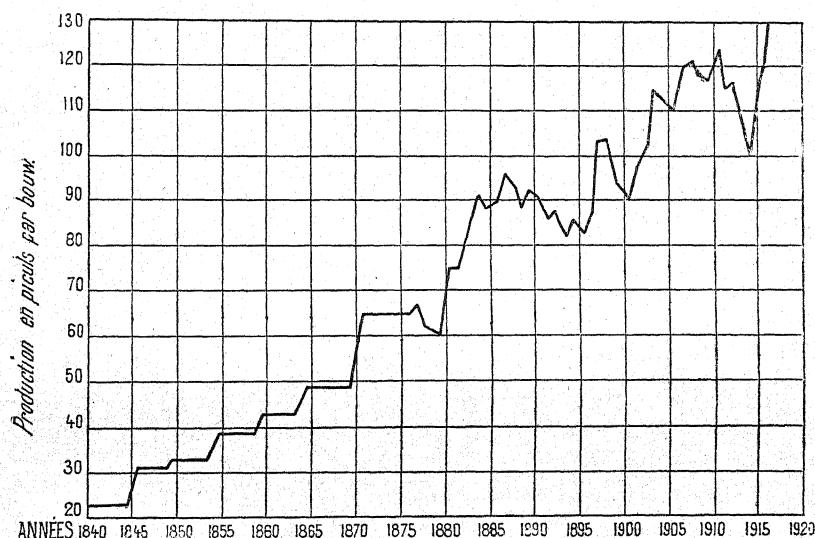


Fig. 5. — Production de la Canne entre 1840 et 1920 (abscisses); les ordonnées représentent la production en piculs par bouw (voir le texte) (d'après Van Harreveld).

chose de mystérieux dans l'importance prise par Cuba dans ces dernières années).

La production de sucre à Java, d'après Tengwall et Van der Zyl (1925), est en augmentation constante : elle est passée de 22,8 pikols (1 pikol ou picul vaut 62 kilogrammes) par bouw (le bouw vaut 0^{ha},9076) en 1839 à 129,1 pikols en 1923 (1). Évidemment les progrès de l'irrigation ont joué

(1) En 1903, la Chambre d'agriculture de La Réunion, émue par les rumeurs qui circulaient de production sucrière extraordinaire à Java, chercha à se renseigner auprès du Consulat de Java (*J. agr. trop.*, 1903, p. 9). Elle apprit ceci : M. Kobus, au Congrès de 1896, citait 200 piculs de sucre au bouw. D'après M. Krüger (1902), il a eu connaissance de plusieurs rendements atteignant 200 piculs au bouw. En 1899, 48 sucreries de Java ont récolté 11 000 kilo-

un grand rôle, mais les méthodes culturales sont certainement intervenues, et, parmi elles, la technique qui vient d'être mentionnée plus haut a joué un rôle important.

Le progrès remarquable de l'industrie sucrière à Java est rendu nettement apparent par la courbe suivante, dressée par M. Van Harreveld (fig. 5) des variations de la production en piculs par bouw (ordonnées) de 1840 à 1918 (abscisses : dates).

Quand on se rappelle l'émoi formidable qui se manifesta chez les planteurs quand les premiers symptômes du Séreh se manifestèrent, en 1883, dans la résidence de Chéribon, ces résultats sont saisissants.

Conclusions de la première partie. — On peut dire que toute l'agriculture de Java, en ce qui concerne la Canne à sucre, a été organisée pour lutter contre le Séreh : des hybrides extrêmement nombreux ont été créés qui occupent maintenant toute la surface cultivée, et ces hybrides ont été *tous renforcés par des cultures montagnardes puissantes*.

En dehors du cas du *Phylloxéra*, on citerait difficilement un autre exemple d'une pareille mobilisation agricole de toutes les forces d'un pays pour lutter contre un ennemi d'une grande culture. Mais, tandis que, pour le *Phylloxéra*, on a bien vite découvert le Puceron qui attaque les racines, pour le Séreh on ignore toujours la nature du mal et sa cause. Malgré cela, par l'empirisme, on a trouvé une *cure d'altitude dont l'efficacité pratique a été établie par trente-huit ans d'expérimentation agricole en grand*. Le mal n'est pas détruit, il est toujours présent et prêt à recommencer ses ravages si le traitement inventé par Soltwedel cesse d'être appliqué. En tout cas, à Java, il est important d'insister sur ce fait que *la sélection en plaine est inefficace et dangereuse*.

grammes de sucre à l'hectare ; 89 sucreries, plus de 10 000 kilogrammes. La moyenne totale pour l'île entière a été 10 183 kilogrammes à l'hectare. M. Krüger mentionne pour les îles Hawaï une moyenne oscillant entre 8 700 et 9 600 kilogrammes.

A la suite de l'étude qui vient d'être faite et en présence de l'importance des résultats qui y apparaissent, une chose s'impose : tâcher de trouver une explication théorique de la cure d'altitude. On n'a pas cherché jusqu'ici à comprendre la raison de l'efficacité de ce traitement trouvé empiriquement. Il est indispensable de rattacher les constatations faites à des conceptions plus vastes. Si la théorie envisagée donne la clé des faits connus, elle pourra peut-être servir à en découvrir d'autres. Elle sera, comme de juste, admise à titre provisoire.

DEUXIÈME PARTIE

ESSAI D'EXPLICATION THÉORIQUE DE LA CURE D'ALTITUDE

Il y a lieu d'abord de signaler les analogies qui existent entre le Séreh et les maladies de la dégénérescence ; cette comparaison importe au point de vue des conséquences de la théorie.

Analogies du Séreh et des maladies de la dégénérescence. — L'impossibilité de découvrir la cause de cette maladie de la Canne est un point qui rapproche la première maladie des secondes. Ces ressemblances ont été soulignées plus haut (p. 305) par M. Quanjer, qui est un des grands spécialistes dans l'étude délicate de ces affections pathologiques.

Le fait de l'existence, parmi les maladies de la Canne, de ce que l'on a appelé le type IV du Séreh, qui est caractérisé par une altération du liber, est un argument assez net en faveur d'un rapprochement que confirme, semble-t-il, le résultat obtenu par MM. Fellinga et Van Harreveld que la cure de la nécrose libérienne de la Canne est réalisée par le traitement montagnard.

Un argument frappant découle d'une opinion formulée par M. E. Marchal, le distingué phytopathologiste belge ;

dans son traité, publié en 1925, il a affirmé qu'il y avait identité entre la mosaïque de la Canne et le Séreh. C'est là une opinion qui n'a pas été soutenue par d'autre que par lui. Elle est intéressante au point de vue où je me place ici, car la mosaïque est incontestablement une maladie dite de dégénérescence. Je n'accepte pas sans réserve l'identification ainsi formulée. Il y a certes beaucoup d'analogies entre les deux affections et un grand nombre de caractères communs entre elles ; il y a cependant une particularité observée dans la mosaïque qui n'a pas été indiquée pour le Séreh, je veux parler de ces petites plaies chancreuses figurées par M. Kunkel dans les cas graves de mosaïque observés aux îles Hawaï (p. 350, fig. 7).

Action du climat montagnard. — Dans l'exposé que j'ai fait du traitement sur les montagnes, aussi bien dans ma communication à l'Académie des sciences du 20 juin 1927 que dans ce qui précède, j'ai explicitement exprimé que le climat alpestre agissait efficacement sur la plante pour la régénérer. Que faut-il entendre par climat ? C'est l'ensemble des conditions physico-chimiques qui se trouvent réalisées sur les hauteurs et qu'on ne rencontre pas dans la plaine. On peut envisager d'abord l'action des rayons ultra-violets, qui peuvent être un facteur important ; mais il y en a beaucoup d'autres : le froid, l'action de la neige quand on s'élève très haut (ce n'est pas le cas à Java), la diminution de pression, etc. Il y aura lieu, dans des recherches ultérieures, d'essayer de différencier le mode d'action de tous les éléments qui viennent d'être énumérés.

Provisoirement, je me contente de dire que la vie sur les montagnes donne de la rusticité à la plante, tandis que le climat équatorial contribue à la déprimer.

Cette manière de raisonner s'applique particulièrement bien à la Pomme de terre, qui est une plante montagnarde habituée à la vie rude des Andes, car c'est à une altitude de 4 000 mètres qu'elle vit à l'état sauvage dans l'Amérique du Sud. Transportée en Europe, elle y a réussi parce que le climat y est assez froid; mais on sait qu'en Algérie et dans

tout le bassin méditerranéen la dégénérescence se produit au bout d'un an. En contrées équatoriales, au niveau de la mer, elle est immédiate.

Les remarques précédentes permettent d'entrevoir un peu mieux ce qu'il faut entendre par rusticité. Ce sont les qualités qu'acquiert un végétal quand il se trouve placé dans ses conditions de vie primitive et ancestrale. Rusticité correspond à la vie sauvage : en fait, cela équivaut à l'hérédité qui existait pour la plante avant l'intervention de l'homme. Par la culture, la plante se trouve altérée, déformée plus ou moins profondément ; elle perd un certain nombre de ses qualités premières. Certaines particularités qu'elle possède, comme par exemple de produire des tubercules pour la Pomme de terre, de fabriquer du sucre dans la moelle de sa tige pour la Canne, se trouvent exagérées. Pour que ces caractères apparaissent et s'amplifient, il faut que certaines conditions physico-chimiques soient réalisées. On sait notamment, par les remarques de Vöchting, que le froid joue un rôle pour la formation des tubercules de *Solanum tuberosum* et aussi la pression osmotique, d'après Noël Bernard. Si les conditions requises ne sont pas réalisées, le caractère ne se différencie pas : l'hérédité paraît abolie.

Qu'est-ce, en réalité, que l'hérédité ? La propriété mystérieuse des êtres vivants de déclencher la succession des phénomènes évolutifs toujours dans le même ordre, de manière que la différenciation des organes et leur fonctionnement s'opèrent toujours de même. Mais, si les conditions extérieures changent, des modifications se produisent. Pour que l'hérédité soit absolue, il faut que les facteurs cosmiques soient rigoureusement invariables. Mais les facteurs cosmiques qui ont créé l'hérédité ancestrale de la Pomme de terre sont ceux que l'on rencontre seulement sur les Andes. La rusticité correspond donc à l'hérédité la plus lointaine, résultant de l'harmonie avec les conditions de vie de la patrie primitive.

Par la culture, l'homme a rompu cet équilibre ; par ses engrangements, par le travail du sol, par la suppression de la lutte pour l'existence, surtout par le changement de pays, il a

troublé profondément la plante. Malgré ces altérations graves, les caractères héréditaires les plus anciens, les plus solides, résistent ; mais vient-on à changer trop complètement certaines conditions climatériques (par exemple climat méditerranéen, surtout climat équatorial), la plante éprouve les plus grandes peines à évoluer normalement et à former ses tubercules ; sa croissance devient même parfois monstrueuse, elle ne tubérise plus, et souvent elle ne tarde pas à mourir.

Que faut-il pour que la plante se rétablisse ? Il faut lui redonner de la rusticité, reproduire le plus possible autour d'elle les conditions climatériques qui avaient permis à ses ancêtres d'évoluer d'une manière uniforme depuis des siècles dans la patrie primitive.

Si on imagine que l'on modifie, si faiblement que ce soit, les conditions de milieu qui entourent une plante, il en résultera nécessairement un changement faible dans sa croissance et son développement ; si la modification externe est forte, la déformation deviendra grande. C'est ainsi que, par ses artifices, l'homme est parvenu à obtenir les plantes cultivées qui sont souvent de véritables monstres ; il n'y est parvenu qu'en ébranlant l'hérédité du végétal. Chaque fois que les métamorphoses réalisées par lui dépassent une certaine limite, il risque de le voir péricliter ou dégénérer : dans ce dernier cas, la plante cesse d'être reconnaissable, elle a perdu ses caractères essentiels (la propriété de tubériser, dans le cas de la Pomme de terre, par exemple).

Donc, à propos de chaque plante cultivée, il faut se livrer à une étude attentive de la plante sauvage. Il faut connaître ses habitudes, ses attitudes, ses mœurs, ses exigences. Ceci renseignera sur les changements de climat qu'elle pourra supporter et les limites qu'il ne faudra pas franchir. Si la culture va mal, c'est que des lois de l'évolution ont été violées, et il sera prudent de chercher à se rapprocher des conditions normales de la vie sauvage. S'il s'agit d'une plante montagnarde comme la Pomme de terre, une cure d'altitude pendant quelque temps sera bienfaisante. Grâce à ce traitement, on recréera peu à peu partiellement l'hérédité ancestrale, ce qui permettra au végétal d'affronter de nouveaux changements

de climat et de conditions de vie. Mais il sera prudent de recommencer cette cure fréquemment sans attendre que les forces héréditaires soient épuisées, car alors c'est la mort qui surviendra.

Pour la Pomme de terre, le raisonnement qui vient d'être exposé se tient très bien, et il est étonnant que l'on n'ait pas songé, depuis longtemps, que la vie alpestre devait être efficace.

Il ne paraît pas en être de même, au premier abord, pour la Canne à sucre, car la partie primitive de cette plante est mal connue. Certains auteurs ont envisagé la possibilité d'une origine dans la baie du Bengale, la Cochinchine, l'Archipel Malais. M. Barber (1915) admet qu'il est bien plus vraisemblable que les types à tiges minces du nord de l'Inde aient engendré les formes à axe épais des tropiques ; il a constaté que le passage des premières aux secondes peut s'observer sur les variétés Katha et Dhanlu. Je crois que cette dernière conception est bien plus vraisemblable, et tout ce qui a été observé à Java depuis quarante ans plaide en faveur de cette hypothèse.

Si le traitement par l'altitude a été si efficace avec la Canne à sucre, c'est évidemment que le climat des montagnes convient particulièrement à cette plante. Cette manière de voir se trouve renforcée par l'observation des propriétés de la Canne Chunnee des premiers contreforts de l'Himalaya, qui présente une résistance si frappante au Séreh. Bien certainement le parallélisme que l'on observe entre l'action de l'altitude pour lutter contre cette maladie, quand il s'agit des Cannes de Java, et la résistance très remarquable et très solide des types montagnards du Nord de l'Inde (Chunnee, probablement Glagah) et aussi des formes du Mont Tjérémé à Java (Kassoer) n'est pas un fait accidentel. Il a une cause et il est tout naturel de penser que c'est le climat montagnard qui a agi de la même manière dans les deux cas : pour les Cannes javanaises, en leur donnant une résistance *faible* et surtout *passagère* ; pour les Cannes sauvages montagnardes (Chunnee, Kassoer), en leur infusant une résistance *forte* et *permanente*.

Rôle des mycorhizes. — Aux remarques qui viennent d'être faites doivent s'ajouter celles qui découlent de la considération des mycorhizes. J'envisagerai successivement deux cas : 1^o celui de la Pomme de terre ; 2^o puis celui de la Canne à sucre.

1^o Les études de Noël Bernard sur le *Solanum tuberosum*, puis celles de M^{me} veuve Noël Bernard et M. J. Magrou sont extrêmement importantes à rappeler. C'est Noël Bernard qui a formulé le premier la théorie de la tubérisation de la Pomme de terre sous l'influence des Champignons. On sait combien il a surpris ses contemporains, qui l'ont regardé, à ce propos, comme un esprit hasardeux et chimérique. Cependant, cette conception découlait avec une force presque invincible de tout ce qu'il avait observé et expérimenté sur les Orchidées (*Orchis*, *Cattleya*, *Lælia*, surtout *Bletilla*) et aussi de tout ce que l'on savait sur les *Lycopodium* (travaux de Treub, Bruckmann, etc.).

Malheureusement, Noël Bernard avait cru que les *Fusarium* étaient les Champignons des racines de la Pomme de terre. Il a reconnu depuis son erreur, et il s'est aperçu que la multiplication asexuée de cette plante cultivée devait lui faire perdre ses mycorhizes. Il se trouvait en présence de cette énigme : le *Solanum tuberosum* cultivé a perdu ses mycorhizes, cependant sa tubérisation doit être due à l'action des Champignons (au moins originairement). L'antinomie de ces deux manières de voir se trouve accusée et exagérée par la remarque que, par la culture, on accroît considérablement l'importance et la grosseur des tubercules. C'est devant ce difficile problème que ce grand naturaliste a buté. Il n'a cependant pas renoncé à son idée qu'il croyait juste, fasciné par la valeur des arguments qui l'avaient conduit à son hypothèse. Il a pensé que la solution du problème devait se trouver dans l'étude de la plante sauvage. Or, déjà M. Janse avait trouvé des mycorhizes typiques dans le *Solanum verbascifolium* étudié dans des conditions naturelles ; Noël Bernard en découvrit de semblables dans le *Solanum dulcamara*. Guidé par ces constatations, ce savant n'hésita pas à affirmer que la Pomme de terre sauvage, *Solanum*

Maglia, des hautes altitudes des Andes (4 000 mètres), devait avoir des mycorhizes typiques. Il se mit aussi en campagne pour en avoir la preuve ; il trouva un voyageur, M. Verne, qui se chargea de lui en procurer avec toutes les précautions nécessaires au point de vue de la fixation sur place. Ces échantillons lui arrivèrent peu avant sa mort. Une fée méchante s'opposa à ce qu'il pût faire sa dernière découverte, annoncée et prévue depuis longtemps. Il était réservé à sa veuve, M^{me} Noël Bernard, et à son cousin, M. Joseph Magrou, de prouver combien il avait vu juste. Ce dernier savant a complété ce résultat important par un autre capital : en inoculant à des semis de Pomme de terre non pas le Champignon du *Solanum Maglia* (1), mais celui du *Solanum dulcamara*, il a établi avec certitude le bien fondé de l'opinion de Noël Bernard : la relation étroite de la tubérisation avec le Champignon.

Comment donc expliquer l'apparition des tubercules dans les Pommes de terre cultivées, où il n'y a pas de mycorhizes en général, mais où cependant les tiges souterraines renflées acquièrent une taille souvent presque monstrueuse ?

C'est, selon moi, l'hérédité qui entre en jeu. Les tubercules se forment malgré l'absence de la cause initiale qui les a fait naître. C'est un exemple d'hérédité acquise. L'hérédité se manifeste, même lorsque le facteur initial qui a produit le caractère fait défaut. C'est qu'alors un agent extérieur intervient et se substitue aux mycorhizes. Cette substitution est d'autant plus compréhensible que les Champignons de racines agissent par des modifications de la pression osmotique (Orchidées, expérience d'E. Laurent et Noël Bernard sur la production de tubercules aériens sur les boutures immergées dans des solutions soit de chlorure de potassium, soit de glucose) (2). Il est à remarquer, d'ailleurs, qu'un autre Champignon (*Fusarium*) peut produire un résultat semblable et servir de succédané au Champignon mycorhizien (expé-

(1) Que personne n'est arrivé à cultiver jusqu'ici.

(2) Ou par le froid (Vöchting) qui agit en accroissant la pression osmotique. Les Champignons modifient également la pression osmotique et le P_x (Noël Bernard, Knudson).

rience de Noël Bernard confirmée par M. Jumelle). Seulement, dans ces deux derniers cas, le succès est plus aléatoire qu'avec les mycorhizes normales. Cela s'explique aisément : depuis un nombre incalculable de siècles, les mycorhizes du *Solanum Maglia* sont habituées à leur travail ; elles accomplissent leur besogne avec certitude et produisent des résultats constants, et cela avec d'autant plus de fixité que les conditions climatériques ambiantes

qui découlent de la vie sur les montagnes des Andes, à 4 000 mètres d'altitude, agissent exactement dans le même sens que les mycorhizes.

2^o Dans le cas de la Canne à sucre, quelque chose d'analogique doit se passer. On sait, en effet, qu'il existe des mycorhizes dans cette plante. Elles ont été signalées par Tschirch. L'attention de Treub avait été fixée sur ces Champignons, et il avait cru quelque temps que c'était à la présence des *Pythium* des racines (c'est ainsi qu'il nommait cette forme

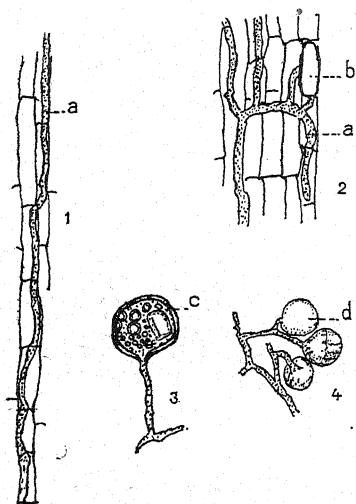


Fig. 6. — Mycorhizes de la Canne à sucre (*Pythium*?). — a. mycélium ; b, c, d, sporangioles (d'après Wakker et Went).

fongique, sans que jusqu'ici ce nom générique ait jamais été justifié) qu'il fallait attribuer le Séreh. On a fini par renoncer à cette dernière hypothèse, et on admet maintenant que les *Pythium* (?) de Treub sont les Champignons mycorhiziens de la Canne (fig. 6).

Cette constatation est importante. Bien que cette question n'ait pas été soumise jusqu'ici à une étude attentive, il est infiniment vraisemblable que, comme pour les Pommes de terre, la culture des boutures de Canne doit leur faire perdre leurs mycorhizes, et ceci est, me semble-t-il, un facteur important de leur dégénérescence, car les mycorhizes, dans cette dernière plante comme dans la précédente, sont des agents actifs de la permanence des propriétés héréditaires des

plantes. Les produits d'élaboration nutritive déversés dans le végétal dérivant de l'activité des Champignons des racines doivent intervenir non seulement dans la constitution des tubercules de la Pomme de terre, mais probablement aussi dans la formation des organes divers des plantes. On attribue volontiers l'absence fréquente de floraison de la Pomme de terre et la non-formation de la flèche de la Canne à la multiplication asexuée. Il est vrai que cette disparition des organes reproducteurs n'est pas absolue et constante : il y a des variations suivant les races. En fixant son attention sur cette question de la flèche de la Canne, le planteur, ainsi qu'on l'a vu plus haut, est arrivé à faire apparaître les fleurs plus souvent qu'autrefois. Très vraisemblablement, c'est par une sélection inconsciente qu'il est parvenu à ce résultat. Sans s'en douter, il a été orienté vers la réalisation de conditions remplaçant le travail des mycorhizes, qui fabriquent les vitamines et permettent la floraison (1).

On voit donc, dans les conceptions qui viennent d'être exposées, que l'art de la culture reméde, par des méthodes variées, au défaut et à l'absence des Champignons du sol : là pour produire les tubercules parfois de grosseur monstrueuse de la Pomme de terre ; ici pour permettre la différenciation de la flèche de la Canne. Il est très possible, et cela méritera d'être approfondi, que, dans certains cas, ce sont des Champignons *accidentels* qui se substituent aux Champignons *constants* pour l'exécution de cette besogne. Les travaux de M. Melin sur la symbiose des Bolets et des Conifères sont très instructifs à cet égard, car ils apprennent qu'à côté des espèces fongiques prédominantes associées à des

(1) M. Kraus, aux États-Unis, a étudié d'une façon pratique la question de la floraison des Pommiers ; il a étudié l'influence d'agents chimiques sur la production des fleurs (sur une seule et même variété). Il a nourri son arbre à l'aide de quatre milieux, dont les deux extrêmes sont les suivants : n° 1, beaucoup d'Az, peu de CH²O ; n° 4, inverse ; n°s 2 et 3, intermédiaires. On trouve qu'avec 1 et 4 il n'y a pas de floraison. Elle est au contraire abondante avec le n° 3. Cette étude a trouvé une application extrêmement importante dans l'ouest des États-Unis, où, dans les conditions naturelles, à une année d'excédente floraison succède une année de stérilité. On régularise la fécondité de l'arbre, ce qui est très important (Renseignements de M. Ricker, Department Plant Pathology University of Wisconsin Madison, États-Unis).

racines (*Boletus granulatus*, *luteus*, etc.), il y a des espèces accessoires et accidentelles (Cortinaires, Lactaires, Tricholomes, etc.) ; parfois même, plusieurs espèces fongiques s'associent simultanément avec les mêmes racines d'un seul individu.

Ce que l'on sait, à l'heure présente, pour la symbiose des Orchidées, paraît indiquer une constance plus grande des espèces qui s'associent (*Goodyera repens* et *Rhizoctonia*, Costantin et Dufour).

Un autre point sur lequel il est nécessaire d'insister, bien qu'il n'ait pas été étudié anatomiquement dans le cas de la Canne, c'est le rôle de la Canne Chunnee des contreforts de l'Himalaya. Cette plante est manifestement sauvage ; son port grêle, son tallage accusé, sa résistance au Séreh, tous ces caractères sont certainement en rapport avec sa rusticité. Cette *résistance est forte et permanente*, et elle découle à peu près sûrement de l'origine montagnarde. Je formule l'hypothèse (qu'il faudra vérifier) que toutes ces propriétés sont en relation avec la présence de mycorhizes dans les racines.

Cette opinion pourra paraître bien osée à beaucoup de lecteurs. Elle me semble cependant fondée par les considérations suivantes. Dans l'étude que j'ai faite en 1922, publiée dans les *Annales des sciences naturelles*, je suis arrivé, par l'accumulation de faits divers et convergents, à cette conclusion que les mycorhizes doivent jouer un grand rôle dans les régions montagnardes. Depuis cette époque, M. Magrou et moi avons abordé, à ce point de vue, l'étude de la flore alpine. C'est là une recherche immense qui n'a été jusqu'ici qu'ébauchée et que nous nous proposons de poursuivre probablement encore pendant plusieurs années. Nous n'avons publié qu'une note aux *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, qui paraît bien justifier l'opinion précédente.

J'ai eu d'ailleurs, depuis la publication de ce dernier travail, l'occasion de fixer mon attention sur un genre particulier, celui des Lycopodes, dont le rôle est capital dans l'histoire de la théorie de la symbiose. Ce sont les conceptions théoriques de Treub qui ont aiguillé ses recherches à Java et qui l'ont conduit à l'obtention de ces fameux prothalles des

Lycopodes, dont la découverte a provoqué l'admiration du monde savant. On ne soupçonnerait pas, en lisant les beaux mémoires du savant directeur du Jardin botanique de Buitenzorg, que les caractères symbiotiques si remarquables qu'il a trouvés chez des plantes javanaises, équatoriales par conséquent, dérivent vraisemblablement d'origines montagnardes. C'est cependant ce qui découle du travail que j'ai entrepris et publié dans le *Bulletin du Muséum* à la fin de 1926. J'ai établi, avec certitude je crois, à la suite des résultats d'une étude anatomique faite avec M. Magrou sur le *Lycopodium inundatum* qui existe dans les Alpes de Savoie à une haute altitude, que le genre *Lycopode* est un genre essentiellement montagnard. S'il se rencontre souvent dans de basses altitudes, ce sont alors des stations sporadiques et éphémères : les stations initiales et importantes sont celles des grandes montagnes. C'est là que le genre est chez lui, dans sa patrie. C'est que l'association de la plante Cryptogame vasculaire et du Champignon se fait spontanément souvent sur de vastes surfaces. L'aire continue pour certaines espèces de l'Amérique du Nord s'étend par exemple sur le Canada, s'interrompt sur les États-Unis pour reparaître sur la longue chaîne des Andes. Les espèces javanaises ont leurs centres d'irradiation sur les montagnes asiatiques (Himalaya) ou océaniennes.

Si, comme je le conçois, la rusticité de la Canne himalayenne Chunnee est liée à sa résistance au Séreh et à l'influence de ses mycorhizes, il doit en découler que cette dernière propriété doit présenter une certaine fixité. C'est en effet ce que l'on a constaté. Dans les hybridations de cette plante avec des Cannes équatoriales sensibles, cette résistance a pu être infusée partiellement à ces dernières. Ces hybrides vulgarisés par graines ont été propagés par des boutures élevées dans des pépinières alpines. C'était un moyen de conserver et d'entretenir la résistance. Mais, propagées asexuellement en plaine, ces variétés nouvelles n'étant pas soutenues par les mycorhizes ont dû progressivement flétrir sous les attaques du Séreh. La résistance n'a pas acquis un caractère stable, et il a fallu, au bout d'un petit nombre d'années, renouveler la cure

d'altitude. La sélection chimique ne paraît pas avoir pu donner à la plante des propriétés stables que seuls les Champignons pouvaient fournir. Il faut aussi noter, et cela découle de tout ce qui précède, c'est que le climat montagnard ne peut donner à la plante soumise au traitement qu'une rusticité transitoire.

En résumé, on voit comment il faut envisager les plantes asymbiotiques. Ce ne sont pas du tout des plantes malades ; ce ne sont pas non plus des plantes monstrueuses. Ces particularités ont été nettement mises en évidence dans les trois études que j'ai publiées sur cette question en 1925 et 1926. On peut dire seulement que les plantes élevées sans Champignon ne sont pas des plantes normales, si l'existence du Champignon mycorhizien est constante dans les conditions naturelles. Ceci découle de l'étude des Orchidées et aussi des *Psilotum*. Abandonnée à ses propres forces, la plante sans mycorhizes suivra sa route tant que l'élan héréditaire sera suffisant pour la soutenir. Si, par un hasard heureux, les conditions physico-chimiques ambiantes opèrent dans le même sens que le facteur mycorhizien (climat alpestre, pression osmotique, froid, etc.), la plante achèvera son développement normal sans encombre. Parfois le milieu cosmique, sans être nuisible, ne sera pas favorable ; le développement sera arrêté (*Psilotum* ne produisant pas de sporanges, indéfiniment ; Orchidées de serre ayant un grand retard de floraison, restant même parfois trente ans sans fleurir) : dans ce cas, parfois la plante sera délicate et le moindre à-coup suffira pour la mettre à bas.

Enfin, il pourra arriver que le végétal asymbiotique soit fortement ébranlé par des causes diverses : un changement de climat (1), une sécheresse trop forte (2), une piqûre d'un Puceron ou une Bactérie, et il périclitera.

(1) Culture de la Pomme de terre en Algérie, où la dégénérescence (absence de tubercules) s'observe la deuxième année ; culture à l'Équateur, au niveau de la mer, où la dégénérescence est immédiate.

(2) M. Paulson a observé dans les forêts de Bouleau anglaises que, les années de sécheresse excessive, il y avait une épidémie intense d'un Champignon sur les parties aériennes (*Melanconis Stilbostoma*) ; or, dans l'année 1922, où la sécheresse fut intense, il constata une altération assez profonde des mycorhizes ;

En somme, la vraie dégénérescence est due, selon moi, en général à un changement de climat trop fort. Les causes accessoires sont secondaires. Pour régénérer la plante, il faut la ramener à son véritable climat.

TROISIÈME PARTIE

EXAMEN DE THÉORIES DIFFÉRENTES DE CELLE QUI VIENT D'ÊTRE EXPOSÉE

Il me paraît indispensable d'envisager diverses objections qui peuvent être faites à la théorie qui vient d'être exposée. Peut-être pensera-t-on, après examen, qu'au fond elles ne sont pas incompatibles avec elle, et, en tout cas, une théorie générale devra tenir compte des phénomènes révélés par la cure d'altitude.

Le Séreh n'est pas une maladie de la dégénérescence. —
Miss Wilbrink a formulé très nettement cette manière de voir dans ces derniers temps. Il est d'ailleurs à remarquer que cette opinion avait été successivement soutenue autrefois

cependant cette destruction ne devait être qu'incomplète, car l'arbre restait vivant. Il semble qu'il n'en était pas ainsi dans les deux exemples suivants.

J'ai mentionné (*Rev. bot. appl.*, 1924) un fait analogue qui s'est produit cette même année 1922 pour une Pervenche qui formait un épais tapis dans un petit bois d'un jardin (Samois). Toute cette épaisse végétation, qui était magnifique depuis plusieurs années, disparut brusquement : la destruction des mycorhizes avait entraîné celle de toute la plante.

Un autre cas très curieux est celui de la mort soudaine d'un grand Hêtre (dans la forêt de Fontainebleau). Aucun parasite n'était présent, il s'est dépoillé tout à coup de son feuillage. Je n'ai été frappé de ce phénomène que lorsque la mort a été certaine ; l'agonie n'a pas duré, je crois, plus de deux mois. Deux ans après sa fin brusque, l'arbre n'avait aucun Champignon parasite : en plein été, l'aspect du Hêtre en hiver, c'est-à-dire privé de feuilles. Tout de suite après sa mort, un grand cercle entourant sa base s'est couvert d'herbes ; le sol était, au contraire, complètement nu tant qu'il a été vivant. Les mycorhizes de ce Hêtre, qui s'opposaient pendant sa vie à toute invasion de plantes adventives, ont évidemment faibli. Selon moi, c'est la destruction des fines racines de l'arbre qui a entraîné la mort que l'on peut qualifier de brusque. J'ai interrogé les forestiers les plus éminents ; ils m'ont déclaré n'avoir jamais observé un cas semblable.

par beaucoup d'auteurs : d'abord par ceux qui croyaient à un parasite (Voir plus haut) bien défini, ensuite par ceux qui (comme M. Hein) admettaient une cause parasitaire, bien que reconnaissant parfaitement qu'on n'avait pu encore discerner le parasite.

Miss Wilbrink a orienté ses recherches dans une voie nouvelle : en vue d'enrayer un mal qui existait toujours, malgré quarante ans de lutte, elle a eu l'idée de chauffer les boutures à 52°-55° pendant trente minutes. On peut craindre qu'un pareil traitement ne nuise fortement au pouvoir germinatif, il n'en est rien ; de plus pour une variété comme EK28, qui a souvent le Séreh, la maladie paraît domptée à la suite de ce traitement. C'est là un résultat très important. Il faut évidemment attendre les essais en grand, longtemps poursuivis, pour dire ce que la méthode donnera réellement. Avec le Black Chéribon, qui fut la première variété atteinte au début de l'épidémie, miss Wilbrink conseille, pour avoir un bon résultat, de chauffer en deux temps : trente minutes à 45°, puis trente minutes à 52°. Elle conclut des faits ainsi constatés que le Séreh ne doit pas être une maladie de la dégénérescence.

Doit-on admettre cette conclusion ? Dans ses expériences si intéressantes sur les anticorps qui peuvent exister chez les végétaux, en particulier chez les Orchidées (*Loroglòssum*), Noël Bernard a montré qu'un chauffage à 55° suffit pour les détruire. Il se peut qu'une explication de cette nature soit applicable dans le cas du Séreh. On a démontré, il est vrai, qu'une température aussi peu élevée que la précédente peut être suffisante pour détruire le *Bacterium herbicola*, que M. Wolzogen Kühr envisage comme la cause possible du Séreh. Mais cet argument ne me paraît pas convaincant, parce que la preuve n'a pas été fournie que cette Bactérie est la cause de la maladie : jamais, en effet, les inoculations n'ont permis de reproduire *tous* les symptômes qui la caractérisent.

Le fait que la mosaïque réclame une température de chauffe plus haute pour être contrôlée prouve simplement que Séreh et mosaïque sont deux maladies distinctes, mais

cela n'établit nullement que ce ne sont pas des affections alliées.

Malgré cela, la question de l'efficacité de la méthode de miss Wilbrink est très intéressante pratiquement et théoriquement. Avec une prudence louable, elle a recommandé de ne l'appliquer, au début, que sur une petite échelle.

M. Kuyper a remarqué, en 1925, que les résultats du traitement par la chaleur des boutures ont été divergents. Si elles sont très succulentes, la chauffe les affaiblit et elles ne tardent pas à mourir. Au contraire, le résultat est bon si la Canne est sèche. Cet auteur recommande donc de mettre à sécher les boutures quelques jours après leur séparation, afin d'éviter une humidité excessive qui leur serait fatale.

Les résultats obtenus par M. Berg sur cette même question paraissent également encourageants.

M. Houtman a étudié une maladie des boutures de la variété DI52, qu'il désigne sous le nom de *Zeefvaatenziekte*. Il a opéré *en grand*, d'après la méthode de miss Wilbrink, et le contrôle par la chaleur a été efficace : un chauffage pendant une heure, à 52°, donne plus de certitude qu'une demi-heure. Mais, dans ce dernier cas, l'effet nuisible sur la germination des Cannes est moindre, et cette durée lui paraît plus pratique. Il y a cependant un point qui provoque mes perplexités, c'est qu'il s'agit d'une maladie qu'il désigne sous le nom de *Zeefvaatenziekte*, c'est-à-dire maladie libérienne. C'est justement la forme du Séreh qui présente les plus grandes analogies avec les maladies de la dégénérescence, notamment avec l'enroulement de la Pomme de terre, de sorte qu'il peut venir à l'esprit que le mode de traitement de miss Wilbrink pourrait s'appliquer dans ce dernier cas. C'est une idée que j'ai déjà émise (*Annales*, 1927, p. 287). Si l'on se reporte au passage ainsi indiqué, on verra que M. Perry et M. Bemis ont déjà eu la même conception et qu'un essai pratique a paru favorable.

Toutes les remarques précédentes conduiraient, d'après la conception de miss Wilbrink, à cette manière de voir que les maladies de la dégénérescence les plus typiques mériteraient d'être rapprochées des maladies parasitaires.

Ceci m'amène à envisager la théorie des Pucerons, qui est, en somme, un aspect particulier de la théorie parasitaire.

Théorie des Pucerons. — C'est M. E. Marchal, phytopathologue belge, qui a formulé cette théorie pour le Séreh. Divers pathologistes, surtout M. Brandes, ont établi que les *Aphis* jouent un rôle capital dans la transmission de la mosaïque de la Canne à sucre. Partant de là, M. E. Marchal expose sa théorie, qui est très simple ; elle est malheureusement bien hypothétique.

Le Séreh étant identique à la mosaïque de la Canne, puisque cette dernière maladie est produite par des piqûres de Pucerons, il en est (par conséquent) de même du Séreh. Si cette dernière maladie manque sur les hauteurs, c'est que les Pucerons y font défaut (1).

Beaucoup d'objections viennent de suite à l'esprit. D'abord l'identité des maladies n'est admise par personne. Tous ceux qui, comme MM. Brandes, Stevenson, Ashby, Earle, etc., ont étudié en Amérique la mosaïque de la Canne, n'ont pas parlé de son identité avec le Séreh et n'ont pas observé les symptômes spéciaux qui caractérisent cette dernière affection de Java.

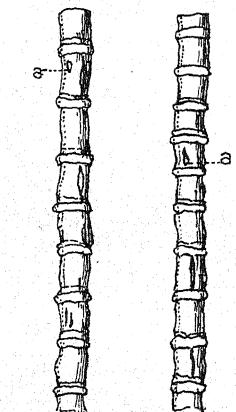


Fig. 7. — Mosaïque de la Canne. Tige présentant des places chancreuses (a) (d'après Kunkel).

Cela voudrait dire que, transporté dans le Nouveau Monde, le mal change de caractères, présente notamment ces petites plaies chancreuses parallèles à l'axe dans les entre-nœuds (fig. 7). Mais il est vrai que ce dernier caractère a été mentionné par M. Kunkel pour la mosaïque des îles Hawaï ; il est admis que le Séreh manque dans ces dernières îles.

D'ailleurs, même à Java, la mosaïque existe et est regardée

(1) Il y a une autre conséquence qui découle du syllogisme précédent : c'est que le traitement par l'altitude doit s'appliquer à la mosaïque de la Canne, ce à quoi personne n'a songé jusqu'ici. Je trouve cette conséquence très intéressante.

comme distincte du Séreh par les auteurs hollandais, comme MM. Van Harreveld, Ledeboer, etc. Ce dernier a confirmé dans cette île le résultat de M. Brandes pour les Aphides, qui jouent également un rôle comme transmetteurs de mosaïque : l'*Aphis Sacchari* est un insecte largement distribué sur les feuilles inférieures de la Canne à Java, il abonde les années sèches, et M. Ledeboer a observé le passage de cette Graminée à d'autres plantes de la même famille (Maïs, Sorgho, Graminées sauvages).

D'autre part, il est assez étrange que le Séreh, ayant été si bien étudié par tant de phytopathologues très habiles, entomologistes, mycologues, depuis si longtemps, personne n'ait signalé le rôle des Pucerons. Cette dernière objection, il est vrai, peut être négligée si l'on tient compte de l'observation si curieuse de M. Gallaud qu'il suffit de la piqûre d'un Puceron pour produire une altération considérable (cécidie d'une plante) (1). M. Gallaud, il est vrai, a étudié une Crucifère (*Arabis sagittata*) et non la Canne ; cependant, je crois que son résultat a une grande portée.

En tout cas, en admettant tout ce que demande M. E. Mar-chal : identité du Séreh et de la mosaïque de la Canne, preuve que la seule cause de cette dernière maladie est la piqûre des *Aphis* (ce qui est bien loin d'être prouvé), il y aurait encore à contrôler le rôle de ces derniers animaux dans le Séreh proprement dit (qui serait une variété de mosaïque) à Java, puis leur disparition sur les hauteurs. Tout cela évidemment n'a pas été fait, et cela indique bien que la théorie des Pucerons pour expliquer la cure d'altitude est loin d'être au point.

Une remarque due à M. Van Harreveld (1922), qui est un peu troublante, mérite d'être examinée ici. Il a étudié à Java la mosaïque de la Canne (*Gelestrepenziekte*) et a constaté que la Canne Chunnee est très sensible à cette maladie. Selon lui, cette variété est très atteinte en l'absence de tout contact avec des Graminées ou avec des *Aphis*. D'après cela, le rôle des Pucerons serait remis en question.

(1) M. Molliard, dans ses belles recherches sur les galles, a émis, à plusieurs reprises, des conceptions analogues et très intéressantes sur le mode d'action des insectes à distance.

D'autre part, ce même auteur cite un fait qui ne cadre pas avec la théorie exposée plus haut. Cette variété Chunnee non seulement serait susceptible à la mosaïque, mais, loin de s'améliorer sur les montagnes, elle s'y détériorerait.

Au point de vue de l'identification du Séreh et de la mosaïque, cette observation, si elle est confirmée, amène à penser que les deux maladies sont bien distinctes, puisque, d'après tout ce qui a été publié par les auteurs qui ont étudié la Canne Chunnee au début de l'épidémie javanaise, cette Canne est caractérisée par sa résistance au Séreh.

Comment expliquer qu'elle se détériore avec l'altitude en présence de la mosaïque? Ce résultat est tout à fait en opposition avec tous ceux publiés antérieurement et avec les résultats d'une pratique agricole de trente-huit années; il sera donc tout à fait indispensable qu'il soit soigneusement contrôlé. Il me paraît possible de l'expliquer par une sélection primitive dans les basses régions mal faite. On a pu transporter sur les hauteurs des plantes malades. Je crois que le traitement alpestre renforce la rusticité, si la plante n'est pas atteinte; mais, si la plante est malade, il est très possible qu'elle puisse succomber: la montagne, selon moi, ne guérit pas une plante atteinte; elle se borne, par son action, à renforcer la résistance d'une plante susceptible. Il sera de la plus grande importance de vérifier si la conception que je viens d'exposer est exacte.

Dans ce mémoire de 1922, M. Van Harreveld ne parle pas de la résistance au Séreh de la Canne Chunnee, cela est regrettable. On pourrait être tenté d'interpréter qu'elle a disparu. Ce serait d'ailleurs une conséquence logique si l'on admettait l'identité de la mosaïque et de la Canne, d'après M. E. Marchal.

Il importera de savoir si la Canne Chunnee a perdu sa résistance à l'affection pathologique javanaise contre laquelle elle luttait si victorieusement lors de son introduction, c'est-à-dire en 1897. Que se serait-il passé s'il en était ainsi? Il est évident que le maintien de cette variété dans les plantations a dû se faire par bouturage. Ceci conduit à penser que la Chunnee a perdu ses mycorhizes au cours des

années qui se sont écoulées de 1897 à 1922. Il serait d'un vif intérêt de savoir comment les choses se sont passées pendant cette période.

Si l'hypothèse que je viens de faire est exacte, si la plante par culture et par multiplication asexuée a perdu sa résistance au Séreh, ce serait intéressant. Les premiers auteurs qui ont parlé de la Chunnee ont dit que sa *résistance était héréditaire*; si ce que je viens d'admettre est exact, on serait amené à faire une restriction : la résistance reste héréditaire si la plante est conservée dans les conditions de la vie sauvage, c'est-à-dire si elle est reproduite par graines et dans des conditions telles que les mycorhizes subsistent dans les racines.

Les remarques qui précèdent entraînent que la résistance est étroitement liée à la présence des mycorhizes dans les racines. Si elles font défaut, la résistance disparaît. Le caractère héréditaire de cette résistance signifie donc simplement que l'hérédité est la persistance d'un caractère parce que les conditions physico-chimiques qui président à sa formation sont rigoureusement constantes (germination des graines de la Canne sur un sol où elles rencontrent les Champignons mycorhiziens).

Au cours du paragraphe précédent, beaucoup d'hypothèses ont été formulées et beaucoup de points d'interrogation posés. Tout cela exigera des contrôles ultérieurs. C'est l'avantage des théories (c'en est aussi le danger) de susciter de nouvelles recherches ; on risque ainsi de voir les observations nouvelles plaider contre la théorie qu'on a échafaudée.

Après la théorie des Pucerons qui vient d'être exposée où ces animaux peuvent être considérés comme parasites, j'envisagerai un autre cas où le caractère parasitaire a été franchement reconnu par les auteurs.

Théorie des Bactéries. — Je suis amené à penser que les Bactéries peuvent jouer un rôle dans les maladies de la dégénérescence. C'est là une conception nouvelle, que l'on trouvera peut-être subversive : voici par quelles considérations j'arrive à formuler cette opinion.

Une maladie de la Canne à sucre très répandue en Australie est désignée sous le nom de gommose ; personne à peu près ne la range dans les maladies de la dégénérescence (1). On admet partout que la cause est une Bactérie qui envahit les vaisseaux et y produit une matière gommeuse ; on désigne le microbe sous le nom de *Pseudomonas vascularum*. Or, d'après une étude très intéressante faite par M. Easterby (1920-1921), on peut lutter contre cette gommose par la cure d'altitude dans le Queensland, quand la variété Badila est atteinte. Après un séjour à la station de Kairi-State, qui est sur une hauteur, cet agronome a pu revenir à Immisfail, en plaine, et il a constaté que la situation était améliorée.

Évidemment, ces résultats sont bien incomplets. Ils auront besoin d'être examinés à nouveau d'une manière approfondie et par des essais répétés, en faisant même varier l'altitude, si c'est possible.

Alors, si après des expériences nombreuses et soigneusement étudiées, le même résultat était contrôlé, ce serait très important. On pourrait dire avec certitude que le rapprochement des maladies de la dégénérescence avec la gommose est justifié. Il est bon de rappeler à cette occasion que l'idée première d'Erwin Smith avait été d'identifier la gommose d'Australie avec le Séreh de Java.

Théorie des Champignons. — Si, comme je viens de faire, on admet que les Bactéries peuvent intervenir dans les phénomènes de la dégénérescence, il n'y a aucune raison de croire que les Champignons, eux aussi, ne pourront jouer un rôle au même point de vue.

Cela a déjà été entrevu et même signalé très nettement, notamment par M. Cross et par d'autres auteurs. Ils ont parfaitement constaté que les variétés des Cannes hybrides qui étaient si bien adaptées aux limites de l'aire de culture de la Canne, qui résistaient d'une manière si spéciale au froid, résistaient en même temps à d'autres agents destruc-

(1) Cependant Tryon a admis que la Bactérie était secondaire dans la gommose et qu'aucun parasite n'existe au début.

teurs, notamment au *Marasmus Sacchari* (fig. 8), qui est un des grands fléaux de la Canne au point de vue des maladies de racines ; cette remarque s'applique d'une façon plus générale aux *root-fungi*.

Il y a plus ; MM. Nowell et Williams ont parfaitement étudié un autre cas complexe où le Champignon Marasme joue un rôle. Ils ont discerné aux Antilles anglaises une affection très spéciale qui semble, d'après leurs recherches, être due à des insectes, les frog-hoppers (*Tomaspidis saccharina* et *T. flavilatera*) ; c'est d'ailleurs une maladie grave qu'ils appellent *blight*, caractérisée par les particularités suivantes : 1^o les feuilles ont des taches allongées, d'abord rouge brun, puis brun argenté ; 2^o un arrêt de croissance des jeunes pousses qui meurent. L'attention de ces éminents savants anglais a été attiré par cette maladie de facies physiologique où ils ont reconnu une certaine ressemblance avec le Séreh ; ils ont cependant constaté une différence appréciable dans les deux cas. Dans le Séreh, la dégénérescence est continue pendant plusieurs années successives (au moins trois) ; ici, ce phénomène ne se produit pas. Il est vrai que ces habiles observateurs ont remarqué que les frog-hoppers ne sont pas toujours seuls ; ils sont fréquemment accompagnés de *root-fungi*, de Champignons de racines ; alors l'affaiblissement de la plante est extrêmement rapide. Ces parasites secondaires finissent par causer plus de dégâts que les parasites primaires.

Par *root-fungi*, on entend aux Antilles non seulement le *Marasmus Sacchari*, mais fréquemment deux *Odontia* (*sac-*

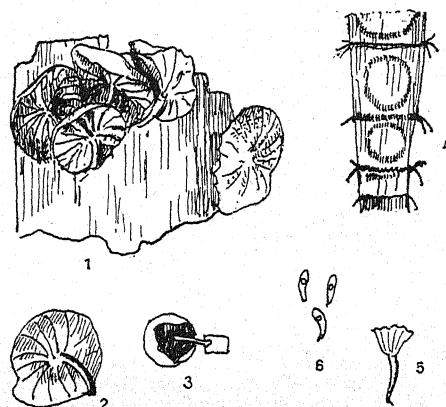


Fig. 8. — *Marasmus Sacchari*, Champignon parasite de la partie souterraine de la Canne. — 1, 2, 3, 5, aspect de la fructification du Champignon ; 4, section inférieure de la Canne envahie par le mycélium ; 6, spore du Marasme (1, 2, 3, d'après Johnston ; 4, 5, 6, d'après Wakker et Went).

charicola et *sacchari*) (fig. 9) qui se manifestent souvent par une forme stérile à filaments courts terminés par une cellule à cristaux mâclifères connue bien souvent sous le nom d'*Himantia stellifera*.

Il en est peut-être de même dans le cas de l'association du *Cephalosporium Sacchari* étudié par M. Butler en 1920 et 1921, dont les effets sont surtout sérieux quand il est avec

le *Marasmius Sacchari*.

Il est infiniment probable qu'il y a là une voie à explorer, qui sera certainement très féconde.

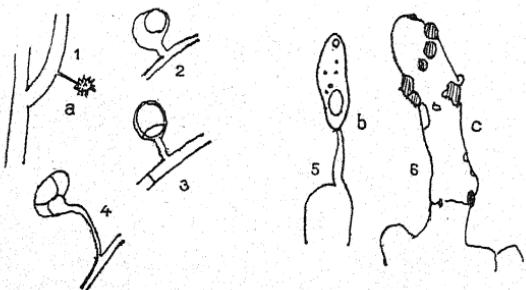


Fig. 9.— *Odontia* (*root-fungi*), Champignon de la racine de la Canne. — 1, 2, 3, 4, forme *Himantia*; 5, baside; 6, cystide (d'après Johnston).

Théorie des virus. — Il me reste à mentionner la théorie des virus, qui se confond d'ailleurs partiellement avec celle des Pucerons et d'autres insectes (1) et qui, d'ailleurs, peut avoir aussi des accointances avec celle des Bactéries.

Dans cette conception, l'insecte a seulement un rôle accidentel, peut-être seulement mécanique par ses piqûres en inoculant le véritable agent de la maladie. Il n'est pas impossible, d'ailleurs, que ce virus subisse dans le corps de l'animal une incubation et peut-être des métamorphoses.

M. C. Johnson, qui a beaucoup étudié ce délicat problème à une date récente, a recherché l'action des facteurs extérieurs sur les virus. L'humidité ne paraît jouer aucun rôle

(1) Selon M. Olitsky (1926), le *Pseudococcus citri* intervient dans la transmission en serre de la mosaïque du Tabac, et cette affection disparaît quand on désinfecte les serres. Les graines de Tabac ne contiennent pas le virus qui n'apparaît pas à la germination.

Pour la Betterave, dans le *curly-leaf*, c'est l'*Eutettix tenella* (*leaf-hopper*) qui est l'agent vecteur du mal (d'après M. Carsner). En Argentine, ce serait l'*Aceratogallia sanguinolenta* qui jouerait ce rôle (d'après M. Fawcett, 1926).

Le *Cicadula exnotata* serait le transmetteur de virus dans le jaune des *Aster* (d'après M. Kunkel, 1926 ; il y aurait une période d'incubation variant avec les nymphes et les adultes).

dans les phénomènes d'infection. La température intervient d'une manière nette, par exemple dans la mosaïque de la Pomme de terre : inoculée à 25° en serre, le mal se propage ; à 15°, aucun symptôme ne se manifeste. Ce résultat serait-il en connexion avec l'action du climat montagnard ? Cela est assez difficile à dire, mais c'est là une question à reprendre en partant de la notion de la cure d'altitude.

Que sont ces virus divers qui ont été rencontrés chez les plantes variées atteintes de mosaïques ? Les particules qui les composent sont évidemment très petites, puisqu'elles passent à travers les filtres de collodion, et M. C. Johnson admet qu'elles ne sont pas plus grosses que les molécules ordinaires de protéines. Ces dimensions rappellent celles que M. d'Hérelle attribue à son Bactériophage.

L'activité des virus pourrait varier, s'atténuer en passant au travers du corps de certaines plantes (dans le *Chenopodium murale* par exemple, dans le *Curly leaf* de la Betterave, Carsner, 1926), sous l'action du suc du *Phytolacca* (Duggar et Armstrong, 1926), sous l'influence de certaines Bactéries (*Mulvania*, 1926).

Des plasmodes, des amibes ont été trouvés dans les cellules des plantes à mosaïques (Canne, Tabac, *Brassica pekinensis*, *Hippeastrum*, cas de la maladie de Fidji de la Canne : Kunkel). M. C. Johnson les regarde plutôt comme un résultat qu'une cause de la maladie (1).

La question de la possibilité de cultiver les virus a été très débattue dans ces derniers temps (Barnard, Olitsky, Mulvania, Helen Purdy), sans que ce problème puisse être considéré comme résolu.

(1) Miss Eckerson (1926) a pu montrer expérimentalement que des Protozoaires flagellés pouvaient être inoculés à des feuilles vertes, et elle a pu suivre leur invasion dans les cellules et assister à la désorganisation que ces êtres produisent dans les corps chlorophylliens.

M. Franchini a étudié avec beaucoup de soin la question des Protozoaires des plantes, dont il a su faire des cultures. Selon lui, l'agent de la mosaïque est filtrable, très résistant à la chaleur et au froid (Voir plus haut l'observation de M. C. Johnson), aux agents chimiques. Les Protozoaires n'ont pas de tels caractères ; il envisage cependant que l'on peut faire l'hypothèse qu'ils ont des stades où certains seraient très petits et très résistants. M. Franchini a examiné des échantillons typiques de mosaïque de Pomme de terre, mais il n'a pas vu de Protozoaires.

Un résultat curieux qui semble bien établi par M. C. Johnson, c'est que l'on peut extraire d'une Pomme de terre réputée saine, et qui en a toute l'apparence, des virus susceptibles de contaminer d'autres plantes.

Il y a dans toutes ces recherches sur les virus des résultats très intéressants, et si bien des questions sont encore irrésolues, elles ont fait cependant des progrès importants.

Comment expliquer, à l'aide des faits mis en lumière, l'efficacité de la cure d'altitude? On ne l'entrevoit pas clairement.

L'hypothèse de M. E. Marchal paraît d'abord séduisante : les Pucerons seraient les propagateurs de virus, et ils manqueraient aux altitudes élevées. Des plantes indemnes, obtenues par une sélection attentive en plaine, transportées en montagne, pourraient s'y développer dans des stations où les piqueurs manquent ; elles pourraient donc y être propagées en restant sains. Une fois transportées en plaine, elles seraient rapidement exposées à des contaminations par les *Aphis*, ce qui exigerait assez rapidement une nouvelle cure d'altitude.

Cette absence des Pucerons sur les montagnes sera-t-elle vérifiée ? On ne peut, pour le moment, se prononcer sur ce point. Cependant, l'observation suivante, qui m'a été communiquée par M. Gallaud, mérite d'être prise en considération. Il a eu l'occasion de voir des cécidies de *Cerastium* à des altitudes variant entre 900 et 1 200 mètres dans les Cévennes, sur les hauteurs que l'on rencontre entre la Loire et l'Allier, notamment sur la montagne de Pierre-sur-Haute (1).

D'autre part, dans la conception où les Pucerons vecteurs de virus interviennent, on ne saisit pas comment leur absence à de hautes altitudes est susceptible de donner aux végétaux une résistance permanente et héréditaire (comme celle qui a été observée chez les Cannes montagnardes : Chunnee, Glagah, Kassoer).

Une autre hypothèse tout à fait différente de la précédente peut être envisagée. Selon une recherche de MM. Johnson et Murwin, les Bactéries pourraient jouer un rôle dans la pro-

(1) M. Franchini a constaté la présence de Protozoaires dans le latex de plantes rencontrées en Suisse à 1 200 mètres d'altitude.

duction de substances du groupe des toxines, mais qui sont cependant aptes à remplacer les virus. D'après eux, le *Bacterium tabacum* est un organisme qui produit le *Wildfire* du Tabac ; cette Bactérie engendre une toxine à la fois dans l'hôte et dans la culture. Par filtration, on peut l'isoler à l'état pur et constater que son inoculation à des plantes de Tabac engendre des symptômes de chlorose.

Cette dernière constatation peut faire penser à des ressemblances entre les toxines et les virus (1).

* * *

La conclusion de cette dernière enquête amène à croire que les maladies de la dégénérescence sont produites par des virus passant à travers les filtres de collodion, ce qui contribue à faire penser qu'ils sont formés de particules ultramicroscopiques, de la taille d'une molécule d'albuminoïdes. Les virus pourraient être transportés par des insectes, surtout par des Pucerons. Ces derniers inoculeraient parfois, peut-être souvent, des Amibes ou des Protozoaires flagellates, et peut-être sont-ce ces derniers organismes qui sécrètent les virus nuisibles. Dans certains cas, des Bactéries agiraient d'une manière assez analogue, et l'on serait tenté de dire que c'est une maladie ordinaire (comme celles produites par des Champignons ou des Bactéries), n'ayant rien de commun avec les maladies de la dégénérescence ; mais l'efficacité de la cure d'altitude, observée pour la gommose en Australie, pourra peut-être faire changer d'avis (si ce résultat se trouve confirmé). Dans ce cas, la Bactérie sécrétant une toxine, cette dernière substance pourrait produire des phénomènes chlorotiques, et la ressemblance des toxines et des virus s'accuserait.

Pour expliquer la cure d'altitude, on peut admettre, comme c'est bien probable, que ce n'est pas la plante malade

(1) Au terme de cette longue exploration, je dois ajouter que le cas de la culture du Lin de Riga, qui dégénère en trois étapes en France (comme la Canne se régénère en trois étapes), rentre probablement dans la même série des phénomènes précédents, mais la latitude intervient et non l'altitude. J'ai déjà signalé cette analogie à l'Académie d'agriculture en 1925. Il est possible, d'ailleurs, qu'il y ait un facteur génétique qui joue un rôle (d'après M. Blaringhem).

qui est guérie par l'altitude. L'individu sain de la plante sélectionné en plaine ayant échappé à la maladie, sa santé est renforcée par la culture alpestre. Dans cette manière de voir, le végétal doit résister à la toxine ou au virus ; pour cela, on peut envisager que le climat montagnard provoque l'apparition d'antitoxines ou d'antivirus qui, plus tard, dans les cultures en plaine, serviront à neutraliser les toxines ou les virus déversés dans le suc des plantes soit par les Bactéries, soit par les Pucerons. Ces substances antigènes seraient produites par les Champignons des fines racines, dans les conditions normales de la vie sauvage ; d'ailleurs, leur apparition pourrait dépendre aussi des agents extérieurs, dont l'ensemble constitue le climat de la montagne, et on peut admettre, dans ce dernier cas, que leur développement est moindre qu'avec les mycorhizes. Ceci expliquerait pourquoi la cure d'altitude ne provoque dans les boutures de Canne qu'une immunité faible et passagère, tandis que la résistance des Cannes sauvages est forte, permanente et héréditaire.

Comment expliquer l'efficacité du traitement des boutures de Cannes par l'eau chaude ? La chaleur détruirait la toxine, mais on peut se demander s'il n'en devrait pas être de même pour l'antitoxine. S'il en est ainsi, on devra s'apercevoir, à la pratique, que l'on a eu tort d'abandonner la cure d'altitude ; peut-être la bouture chauffée et guérie contre le mal sera-t-elle désarmée contre des contaminations ultérieures. L'expérimentation apprendra peut-être simplement que la température de 52° détruit la toxine ou le virus et respecte l'antitoxine ou l'antivirus.

Telles sont les suggestions que l'on peut proposer en vue de concilier deux séries de faits qui paraissent solidement établis.

La théorie des virus ouvre d'ailleurs de larges horizons. Que sont ces virus ? Sont-ils des ultra-microbes ? Sont-ils comparables au Bactériophage de M. d'Hérelle ? La notion de ce dernier organisme invisible, qui pourrait lui-même, par sa présence, provoquer chez d'autres microbes la différenciation de stades inapparents, jette un trouble profond dans toute la Biologie : il est très possible que cette dernière

science soit sur le point de voir luire une nouvelle aurore. Des signes précurseurs de temps nouveaux semblent s'annoncer : ce sont les grandes et belles découvertes de M. Nicolle sur les phases ultramicroscopiques des agents de la fièvre hexanthématique et de la fièvre récurrente ; ce sont les admirables travaux de M. Calmette sur la phase invisible de la tuberculose.

NOTES COMPLÉMENTAIRES

I. — *A propos du Bactériophage.* En étudiant un des types les plus curieux obtenus par M. H. de Vries dans la mutation de l'*Œnothère* de Lamarck, l'*Œnothera nanella*, nous avons observé, en 1924, M. Magrou et moi, la présence du Bactériophage accompagnant la Bactérie qui existe dans cette espèce et qui a été observée pour la première fois par M. Zeylstra. Nous avons, depuis cette époque, essayé de revérifier ce résultat ; malheureusement, l'*Œnothera nanella* a complètement disparu des catalogues de *tous* les jardins botaniques français et étrangers (?). Nous croyons cependant devoir signaler la présence de cet organisme ultramicroscopique (?), car il est intéressant d'entrevoir peut-être une connexion entre sa présence et un phénomène d'une curieuse mutation (1).

II. — Je dois les communications suivantes à M. Ricker, du département de pathologie des plantes de l'Université de Wisconsin.

Dans la région du Colorado, où il y a des parties montagneuses, c'est dans les régions élevées que l'on va toujours chercher les tubercules semences de Pomme de terre.

J'ajoute que c'est dans le Wisconsin, qui est dans la partie nord et froide des États-Unis, que les États méridionaux se procurent des tubercules semences.

III. — Je dois, d'autre part, à M. Gallaud, professeur au lycée Henri-IV, les renseignements suivants. Dans le Forez, sur le versant est de Pierre-sur-Haute, les habitants de Verrières (860 mètres d'altitude) cultivent beaucoup la Pomme de terre jusqu'à 1 000 mètres d'altitude (département de la Loire), qui servent de semences pour la plaine. Sur l'autre versant de Pierre-sur-Haute, du côté de l'Au-

(1) Il est bon de rappeler qu'on trouve le Bactériophage accompagnant le Bacille des Légumineuses et le *Bacterium tumæfaciens*, etc., c'est-à-dire dans des cas singuliers de biologie végétale.

vergne, les cultures sont très différentes, les bois prédominent (Pins et Sapins).

Dans la Haute-Loire, à Langeac, à 500 mètres d'altitude, on va chercher les semences de Pommes de terre à Saugues, à 900 ou 1 000 mètres. Le terrain à partir de 800 mètres est sableux, dérivant de la désagrégation du granit ou du gneiss, et la Pomme de terre y vient mieux, disent les cultivateurs, que plus bas, où le sol est formé d'alluvions et où prédominent les terrains volcaniques.

Ces Pommes de terre de hautes altitudes en général se délitent à la cuisson. C'est une propriété qu'apprécient les populations de cette contrée : car elle leur paraît avantageuse pour la nourriture de l'homme et des bestiaux.

Il est d'ailleurs à noter que les Pommes de terre qui ne se délitent pas se trouvent également sur les hauteurs, mais elles abondent moins.

IV. — Des observations faites cette année (juillet à septembre 1927) sur la *culture de la Pomme de terre* aux environs d'Argentières (Haute-Savoie : 1 300 à 1 500 mètres d'altitude) me paraissent intéressantes à signaler. Elles montrent qu'il faut faire des introductions de variétés nouvelles avec prudence, car on risque d'importer des maladies inconnues dans le pays.

On a fait cette année des essais de culture de variétés provenant de syndicats du Nord de la France (Fin de siècle, Marjolin, etc.). Les semis ont été faits tardivement, comme de juste, mai et même fin mai ; ces variétés ont été atteintes par le mildew, qui n'existe pas dans la contrée : les résultats ont été mauvais. Après le 15 août, les fanes étaient grillées et une chute de neige survenue le 26 août a achevé la destruction des parties aériennes. Les tubercules ont été récoltés fin août et début de septembre, car il n'y avait plus aucun espoir d'amélioration de la récolte. Ce qui frappait, à cette date, c'était de voir les variétés acclimatées au pays côté à côté avec les variétés étrangères : l'état misérable des dernières, l'aspect luxuriant des premières couvertes de fleurs superbes (deux jours après la neige), toutes les feuilles vertes magnifiques (comme dans la vallée d'Aoste, à La Thuile en 1922, comme à

Pralognan en 1923, 1924). Ces variétés montagnardes avaient une résistance frappante au mildew, agent qui se propage d'ordinaire, comme on sait, avec une rapidité foudroyante.

Autre remarque, on a fait aussi des introductions de variétés de basse montagne (Annemasse) (variétés Eldorado et Leo) : elles ont été longtemps magnifiques ; elles ont cependant fini par se contaminer.

Il semble indispensable, si on fait ainsi des introductions de variétés de plaine, de traiter par la bouillie bordelaise. En Suisse, on fait deux traitements, le premier préventif, d'après ce que j'ai appris, au moins dans certains districts. Certaines variétés n'ont pas besoin de pulvérisation.

On m'a signalé des recherches intéressantes faites dans les stations agricoles de Suisse, à Bourg-Saint-Pierre et dans la vallée d'Entremont : on a reconnu que les Pommes de terre « non mûres » seraient les meilleures, ainsi que celles qui viennent d'altitudes de plus en plus élevées.

Il sera intéressant de savoir ce que deviendront les Pommes de terre de plaine à la seconde année de culture. Il ne faut pas dissimuler que la technique pratique à recommander pour les introductions de variétés est à trouver. On ne doit pas oublier ce qui est fait depuis quarante ans à Java pour la Canne à sucre : germination de graines en montagne, graines obtenues par hybridation.

V. -- Une observation faite sur la présence de Pucerons à de hautes altitudes (1 350 mètres) doit être mentionnée. J'ai constaté l'existence de Pucerons sur des hampes florifères d'*Epilobium spicatum*, qui avaient été coupées pour faire un bouquet, aux Frasserands, près d'Argentières. Malgré cela, je n'ai pas retrouvé ces animaux sur aucune fleur de cette espèce en place, cette plante étant très abondante partout dans les environs d'Argentières.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANONYME. — *Journal d'agriculture tropicale*, t. III, n° 19, p. 9.
- BARBER (C. A.). — The Sugar-Cane in India (*Transactions of the third International Congress of Tropical Agriculture*, 1914, t. II, p. 118 à 130, publié en 1917) ; The Classification of Indian sugar-Canes (*idem*, p. 131 à 145) ; voir aussi une Étude sur les Cannes à sucre de l'Inde. I. Cannes du Pundjab (*Memoirs of the Departm. of Agric. of India, Botanical Series*, t. VIII, 1915).
- BARNARD (J. E.). — The microscopic examination of filtrable viruses associated with malignant new growths (*The Lancet*, t. CCIX, 5316, p. 117-123, 2 pl., 6 fig., 1925).
- BERNARD (Noel). — Études sur la tubérisation (*Rev. gén. bot.*, t. XIV) ; Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXV, 1902) ; Mécanismes physiques d'actions parasitaires (*Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 5^e série, t. VI, 1902) ; Evolution dans la symbiose (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 9^e série, t. IX, 1909) ; L'origine de la Pomme de terre (*Bull. Soc. Acad. d'Agric., Belles-Lettres, Sciences et Arts de Poitiers*, déc. 1909) ; Les mycorhizes des *Solanum* (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 9^e série, t. XIV, p. 252, 1911).
- BERNARD (M^{me} Vve NOEL) et J. MAGROU. — Sur les mycorhizes des Pommes de terre sauvages (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 9^e série, t. XIV, p. 252).
- BONAME. — *Rapport annuel de la Station agronomique de Maurice*, 1897, p. 49 ; Méthodes d'obtention de nouvelles variétés de Cannes à sucre (*Ann. Inst. Agronomiq.*, 2^e série, t. XIV, 1919, p. 75).
- BORDAGE (E.). — Sur les principaux parasites animaux et végétaux de la Canne à sucre aux Mascareignes (*VI^e Congrès intern. d'Agriculture*, Paris, 1900 p. 321).
- BOVEL. — *Kew Bull.*, 1897, p. 318 ; 1898, p. 331 ; *Report of exper. made at Dodd's Reformatory*, 1897, p. 25-29.
- BRANDES. — The mosaic disease of Sugar cane and other grasses (*U. S. Dept. Agric. Bull.*, 829, 26 p., 1 pl. color., 5 fig., 1919) ; *Journ. of agricultural Research*, 1920 ; *Agricultural News*, 1920, p. 14 ; *Reference book of the Sugar Industry of the World*, juillet 1925.
- BURRI et DÜGGELI. — *Contrib. für Bakter.*, Abt. 2, t. XII, p. 602, 1904.
- BUTLER. — *Agricultural News*, 1920, p. 310 ; 1921, p. 158.
- CLAUTRIAN (G.). — Les installations botaniques et l'organisation agricole de Java et de Ceylan (Extrait de l'*Ingénieur agricole* de Gembloux, 1899).
- COERT (J. H.). — Wortel rot in EK 28 in Kediri (Pourriture des racines à Kediri (*Meded. Praefstal. Java Suiker ind.*, t. VII, p. 291-307, 1908)).
- COSTANTIN et DUFOUR. — *Rev. gén. bot.*, t. XXXII, p. 920, 1920.
- ANN. DES SC. NAT., BOT., 10^e série, 1927.

COSTANTIN (J.). — Les mycorhizes et la pathologie végétale (*Revue de botanique appliquée et d'agronomie coloniale*, t. IV, n° 36, p. 497-508, 31 août 1924) ; Une vieille culture asymbiotique du Muséum (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXX, p. 1806, 15 juin 1925) ; A propos des cultures asymbiotiques (*Soc. path. vég. et entom. agricole*, t. XII, p. 191, 5 juin 1925) ; Nouvelle remarque sur la dégénérescence et l'altitude (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10^e série, t. V, p. 95) ; A l'occasion de la présentation d'un travail de M. Blaringhem sur la sélection des Lins : A propos de la sélection et de l'action du milieu en agriculture (*C. R. Acad. agricult.*, t. XI, p. 646, 24 juin 1925) ; Caractère montagnard du genre *Lycopodium* (*Bull. Muséum*, t. XXXII, p. 416-419, 27 novembre 1926) ; La vie asymbiotique des Orchidées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, t. VIII, p. i-xvi, 1926) ; Importance économique et agricole des cultures montagnardes tropicales (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXXIV, p. 1385, 20 juin 1927) ; Utilisation des montagnes en Agriculture (*C. R. Acad. agriculture*, t. XIII, n° 22, 29 juin 1927) ; Essai d'une théorie de la cure d'altitude (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXV, 4 juillet 1927).

COSTANTIN et MAGROU. — Contribution à l'étude des racines des plantes alpines et de leurs mycorhizes (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXXII, p. 26, 4 janvier 1926).

CROSS. — Qualités des Cannes à sucre obtenues de graines de Java ; opportunité de leur introduction en Louisiane, États-Unis (*Revista Industrial y Agricola de Tucuman*, t. XI, p. 118, 1921, Buenos-Ayres).

DEERR (NOËL). — *Cane Sugar*, 2^e édition, Londres, 1921.

EASTERBY (H. T.). — *Twentieth Annual Report of the Bureau of Sugar experiment Stations, Queensland to the end of October 1920-1921*.

EDSON. — *Kew Bull.*, 1894, p. 86 ; *Louisiana Planter*, vol. XI, n° 3, 4, 5.

ERKELENS (F.-A.). — Amélioration de la Canne à sucre à Java et en Cochinchine (*Bull. agricole de l'Institut scientif. de Saïgon*, t. II, n° 6, p. 167-180, 1920) ; « 2714 POJ et 2725 », nouvelles variétés javanaises de Canne à sucre obtenues par hybridation ; leur introduction en Cochinchine (*idem*, t. II, n° 9, p. 278-282, 1920).

FAWCETT. — Yellow stripe or mosaic disease of Sugar cane of Argentine (*Louisiana Planter*, 1920, janvier 1917 ; *Agricultural News*, 1920, p. 110).

FELLINGA. — Zeefvatenziekte Canne à sucre CZ247B à Java (*Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch Indië*, t. XXIII, p. 71, janvier 1915).

FRANCHINI. — Congrès de pathol. Wageningen, 1923, p. 191 ; *Bull. Soc. pathol. exot.*, 1922.

GALLAUD (M.). — Anomalies expérimentales provoquées à l'aide d'un Puceron (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, t. VIII, p. 213, 1926).

GEERLIGS-PRINSEN (H. C.). — *Archief voor de Java Suikerindustrie*, 1906 ; Culture et industrie de la Canne à Java, 1889 à 1914 (*The International Sugar-Journal*, t. XVI, n° 178, p. 466-473, oct. 1913 ; n° 187, p. 325-327, 1914) (Voir PRINSEN).

GEERTS (J. M.). — Enkele gegevens over wortel rot bij EK 28 (Quelques faits concernant la pourriture des racines de EK28 (*Arch. Suikerind Nederlandsch Indië*, t. XXIX, p. 711-731, 1923).

HEIN. — Hypothesen en Erwaring omtrent de Serehziekte.

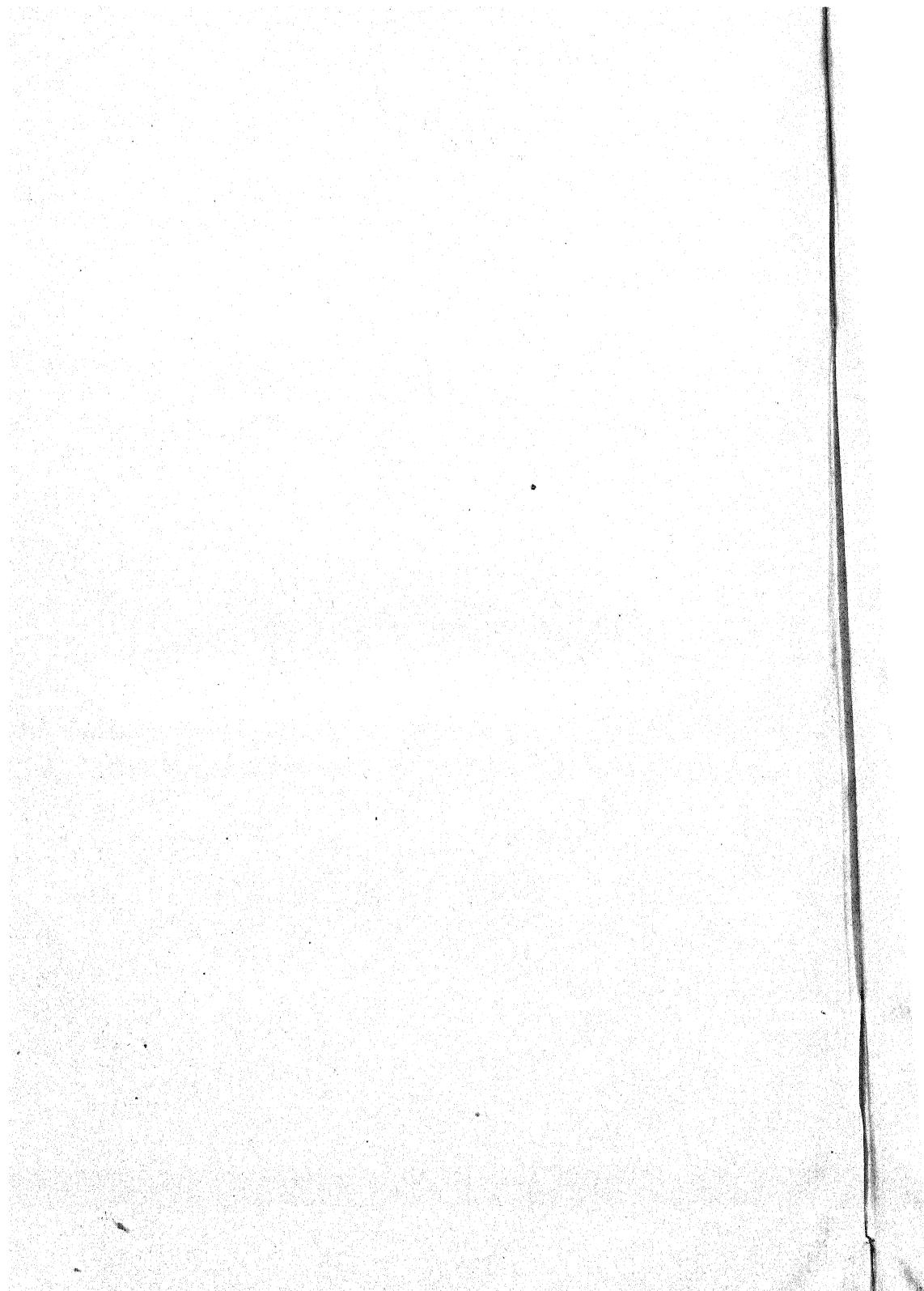
HÉRELLE (D'). — Le Bactériophage et son comportement, 551 p., 1926, Masson.

HOOTMAN (P. W.). — Warm waterbehandeling van Zeefvatenziekte DI52

- bibit, in het groot toegepast [Traitement à l'eau chaude sur une vaste échelle de DI52 dont les bouturessont atteintes de la maladie du liber (Séreh)]. (*Archief voor de Suikerind. Nederlandsch Indië*, t. XXXIII, 27, p. 631-642, 1925).
- JANSE (J.-M.). — Sereh-verschijnselen (*Meded. int's Land Plantentuin.*, t. VIII, 1891).
- JESWIET. — Description de différentes sortes de Cannes à sucre cultivées à Java (*Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch Indië*, t. XXIV, p. 1321-1349, 1917 ; t. XXV, p. 913, 1918).
- JOHNSON (J.) and MULVINA. — A new method of obtaining mosaic virus (*Science N. S.*, t. LX, 1540, p. 19, 1924).
- JOHNSON (J.) and MURWIN (H. F.). — Experiments on the control of wildfire of Tobacco (*Wisconsin Agric. Exp. Stat. Res. Bull.*, t. LXII, p. 1-35, 7 pl., 1925).
- JOHNSON (J.). — A virus from Potato transmissible to Tobacco (*Phytopath.*, t. XVI, p. 46-47, 1925) ; Mosaic diseases on differential hosts (*Phytopath.*, t. XVI, 2, p. 141-149, 5 pl., 1926) ; Transmission of viruses from apparently healthy Potatoes (*Wisconsin Agric. Exp. Stat. Res. Bull.*, t. LXIII, p. 1-12, 8 pl., 1925) ; Some points of view on the plant virus problem (*Phytopath.*, t. XVI, 10, p. 745-751, 1926).
- JOHNSTON. — Diseases of sugar cane in tropical and subtropical America especially the West Indies (*West Indian Bull.*, t. XVI, 1916, p. 275 à 308, avec la collaboration de MM. Ashby, Bancroft, Nowelly, Stevenson)
- KAMERLING. — Verslag van het Wortelrot Onderzoek, 209 p., 19 pl., fig. dans le texte (*Zeits. f. Pflanzenk.*, 1904, t. LXXXVIII; *Arch. v. d. Java Suikerind.*, 1909).
- KOBUS (J.-D.). — Les semis de Cannes (*Rev. cult. col.*, t. VIII, n° 76, p. 265, 5 mai 1901) ; Die chemische Selektion des Zuckerrohres (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2^e série, t. III, 1901, 66 p.) ; Les stations pour l'étude de la Canne à Java (*Journal d'Agric. trop.*, t. III, n° 26, p. 241, 1903).
- KRUEGER (W.). — *Berichte der Versuchsstation für Zuckerrohr in West-Java Kagok-Tegal*, t. II, 8^o, 260 p., 2 pl. Felix (Leipzig), et Sulphe's Buchhandb. (Amsterdam), 1896 ; *entrabl. für Zuckerindustrie*, 15 novembre 1902 ; *Mededeeling van het Präfstation West Java*, 1890 ; Das Zuckerrohr und seine Kultur.
- KUNKEL (L.-O.). — Studies on the mosaic of Sugar cane (*Bull. of the experim. Station of the Hawaii an Sugar Planter's Association*, Bot. Series, vol. III, part. II, p. 115 à 167, p. 30) ; Mosaic and related diseases (*Amer. Journ. of Botany*, t. XII, 8, p. 517-521, 1925).
- KUYPER (J.). — Het optreden van sereh in maalriet en bibittuinen in 1925 (Apparition du Séreh dans les champs de Canne dans les pépinières en 1925) (*Mededeeling Präfstat. Java Suikerindustrie*, t. XI, p. 375-390, 1925) ; Warin-waterbehandlung van bibit tegen sereh (Traitement par la chaleur des boutures contre le Séreh) (*Archief voor de Suikerindustrie Nederlandsch Indië*, t. XXXIII, p. 739-743, 1925).
- LANDES (GASTON). — L'avenir de la Canne à sucre à La Martinique (*Rev. Cult. col.*, t. IX, n° 88, p. 257, 5 nov. 1901 ; n° 89, p. 289, 20 nov. 1901 ; n° 90, p. 322, 5 déc. 1901 ; n° 91, p. 354, 20 déc. 1901 ; t. X, n° 92, p. 1, 5 janv. 1902) ; La réussite des semis de Canne à sucre (*idem*, t. III, n° 15, p. 46, 5 août 1898).

- LEDEBOER. — Insect Transmission of Mosaic in Java (*Agricultural News*, 1921, p. 366; *Archief Java*, juillet 1921, n° 29).
- LEE (H. A.). — Observations on previously un reported or note worthy plant diseases in the Philippines (*Philipp. Agric. Review*, t. XIV, p. 422 à 434, 8 planches, 1922); Sereh disease of Sugar Cane in Singapore (*Phytopath.*, t. XIII, p. 145, 1923); Gum diseases of Cane in the Philippines (*Phytopath.*, t. XIII, p. 504, 1923).
- LYON (H. L.). — Three major Cane diseases : mosaic, sereh and Fiji disease (*Bull. Expt. Stat. Hawaiian Sugar Plant. Assoc. Bot. Ser.*, t. III, p. 1-43, 4 pl., 27 fig., 1921).
- MAGROU (J.). — A propos du pouvoir fungicide des tubercules d'Ophrydées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, t. VI, p. 265, 1924).
- MAGROU (J.). — Symbiose et tubérisation (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, t. III, p. 181 à 275, 9 pl., 1921).
- MARCHAL (E.). — Éléments de pathologie végétale appliquée à l'agronomie et à la sylviculture, Paris, Gembloux, 1925.
- MAUBLANC. — Mosaïque (*Agronomie coloniale*, 1923, n° 61, p. 1).
- MEDALLA (M. G.). — Diseases of Cane in the Philippines (*Sugar Central and Planter's News*, t. IV, p. 390-392, 1 fig., 1923).
- MULVANIA (M.). — Cultivation of the virus of Tobacco mosaic by the method of Olitsky (*Science N. S.*, t. LXII, 1593, p. 37, 1925).
- NOWELL and WILLIAMS. — Sugar Cane Blight in Trinidad (*Departm. of Agric. Trinidad and Tobago*, t. XIX; *Agricultural News*, 1920, p. 310).
- OLITSKY (P.). — Experiments on the cultivation of the active agent of mosaic disease in Tobacco and Tomato Plants (*Journ. exp. Med.*, t. XLI, 1, p. 129-136, 1925).
- PAULSON (R.). — The fungus root (Mycorrhiza) (*Essex Naturalist*, t. XX, p. 177-189, 3 pl., 1923).
- PRINSEN GEERLIGS. — *Die deutsche Zuckerindustrie*, 1927, n° 19 (Voir aussi : *Journal des fabricants de sucre*, 25 juin 1927) (Voir GEERLIGS).
- PURDY (HELEN). — Attempt to cultivate an organism from Tomato mosaic (*Bot. Gaz.*, 1926, p. 211).
- RACIBORSKI. — Over Het Voorkommen van een *Schizophyllum* Schimmel op Suikerriet (Sur la présence d'un Champignon *Schizophyllum* sur la Canne à sucre vivante) (*Archief voor de Java Suikerindustrie*, 1898, Kagok-Tegal); Voorloopige Mededeelingen omtrent eenige Rietziekten (Communicat. provis. sur quelques maladies de la Canne à sucre; *idem*, 1898).
- RAWLINS (T. E.) and JOHNSON (J.). — Cytological studies of the mosaic disease of tobacco (*Amer. Journ. of Botany*, t. XII, 1, p. 19-32, 1 pl., 1925).
- Report of the international conference of phytopathology and economic entomology Holland, Wageningen*, 1923 (publié par Schœvers T. A. C., secrétaire du Comité).
- SOLTWEDEL (H.). — De Serehziekte (La maladie du Séreh) (*Mededeelingen van het Proefstation Midden Java*, 1889).
- TENGWALL (T. A.) et VAN DER ZYL (C. E.). — Het verband tuschen Klimaat en Suikerprodukt op Java (Rapport entre le climat et la production du sucre à Java) (*Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch Indië*, 1924, n° 4, p. 65-139).

- TREUB (M.). — Onderzoeking over Sereh-ziek Suikerriet (*Meded. uit's Land Plantentuin*, t. II, 1885).
- TSCHIRCH (A.). — Ueber Sereh, die vorchtigste aller Krankheiten des Zuckerrhors in Java, 1891.
- VAN DER BIJL (P.-A.). — Notes on some Sugar-cane matters (*Journ. Dept. Agr. South Africa*, t. II, p. 122-128, 5 fig., 1921).
- VAN HALL (C. J. J.). — Ziekten en plagen der Culturgewassen in Nederlandsch Indie in 1923 (*Meded. Inst. voor Plantenziekten*, t. LXIV, 47 p., 1924).
- VAN HARREVELD (J.). — Comment pourvoir au besoin de boutures de Canne à sucre, eu égard aux maladies du Séreh et du Phloëme à Java (*Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch Indië*, fasc. XV, p. 557-589, Soerabaja, 1917); Observations sur la maladie du Séreh de la Canne à sucre (*idem*, t. XXVI, p. 333-346, 1917); De samenstelling van den aanplant 1919-1920, (*idem*, t. XXVIII, p. 406, 1920); De culturer afdeeling van het Präfstation voor de Java suiker industrie (*Weekblad voor Indie. Suiker Nummer*, 24 mars 1918); Statistiek van verschillende soorten rietsuiker van de javaansche oogst 1921-1922 (Statistique des diverses sortes de Canne à sucre de la récolte 1921-1922 à Java) (*Archief voor de Suikerindustrie in Nederlandsch Indië*, t. XXX, part. II, p. 391-412, Soerabaja, 1922); Gelestrepenziekte en bladluezen (Mosaïque et Aphidiens) (*Arch. Suikerind. Nederl. Indië*, t. XXX, p. 261, 1922).
- VERNE. — *Bull. de la Soc. d'Agriculture*, 1912, p. 277.
- VINCENS (F.). — *Rapport sommaire sur les travaux effectués au Laboratoire de Phytopathologie de l'Institut scientifique de l'Indochine du 1^{er} janvier 1919 au 1^{er} juillet 1921*, Saïgon, 1921, 19 pages. Parasitisme de *Schizophyllum commune* Fries sur la Canne à sucre (*Bull. agric. de l'Institut sc. de Saïgon*, t. III, p. 65-68, 2 fig., 1921).
- VÖCHTING (H.). — Ueber die Keimung der Kartoffelknollen (*Bot. Zeit.*, t. LX, 1902).
- WAKKER (J. H.). — De Sereh Ziekte (La maladie du Séreh) (*Archief voor de Java Suikerindustrie*, 1897, Soerabaia, 1897); Die indirekte Bekämpfung der Sereh Krankheit des Zuckerrohrs auf Java (*Bot. Centralbl.*, t. LXVI, p. 1-7; *Zeitschr. f. Pflanzenk.*, 1897, p. 295).
- WAKKER (J.-H.) en WENT (F. A. F. G.). — De Ziekten van het suikerriet op Java (Les maladies de la Canne à sucre à Java), Brill, Leyde, 1898.
- WENT. — Westindien en de Serehziekte (*Herinnerings nummer van de Indische mercuur.*, Amsterdam, 1903).
- WOLZOGEN KUEHR (C. A. H.). — On der zoekingen aangaand de mikroflora aan wezig in normaal en serehziek Suikerriet (Investigations sur la microflore présente dans la Canne à sucre normale et malade du Séreh) (*Meded. Präfstation Java Suikerind.*, t. IX, p. 321-481, 16 pl. dont 3 en couleurs, 1923).
- WERY (G.). — Organisation scientifique de l'agriculture aux colonies (*Ann. de l'Institut National Agronomique*, 2^e série, t. XIV, p. 75-84, 1919).
- WILBRINK (Miss G.). — Warm water behandling van Stekken als geneesmid— del tegen de Serehziekte van het Suikkeriet (Traitement à l'eau chaude des boutures comme remède du Séreh, maladie de la Canne) (*Meded. Präfstat. Java Suikerindust.*, t. I, 15 p., 1923).



PUBLICATIONS REÇUES EN 1927

REVUE DE BOTANIQUE APPLIQUÉE ET D'AGRICULTURE COLONIALE (7^e année).

- GOUBEAUX (J.). Note sur la culture du Théir au Tonkin.
CHEVALIER (Aug.). Résultats des essais de culture mécanique de l'Arachide au Sénégal.
BAUDON (A.). Les huiles de Raphia.
BATHELLIER. Sur les dommages causés par deux espèces de Coptotermes indo-chinois.
YERSIN. Essais sur l'acclimatation du Quinquina en Indochine.
VOGUÉ (A. DE). Notes sur la culture et la production du Jute.
MAIN (F.). Le matériel agricole à l'Exposition internationale du Caoutchouc de 1927.
FOURN. La culture du Tabac au Dahomey, etc.

ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. LXI.

- SANARELLI (G.). Les Spirochères caeaux.
BERTHELOT (A.), RAMON (G.) et AMOUREUX (M^{me}). Recherches biochimiques sur les toxines et leurs dérivés.
CALMETTE (A.). Sur la vaccination préventive des enfants nouveau-nés contre la tuberculose par le B. C. G.
GUÉRIN, RICHART et BOISSIÈRE. Essai de prophylaxie de la tuberculose bovine par le B. C. G. dans une exploitation rurale infectée.
WEILL-HALLÉ, TURPIN et COLONI (M^{me}). Sur la vaccination antituberculeuse de l'enfant par le B. C. G.
MALVOZ et VAN BENEDEK. Vaccination antituberculeuse par le B. C. G. en Belgique.
CANTACUZÈNE (J.). Vaccination antituberculeuse en Roumanie.
BLANC (G.). Vaccination antituberculeuse à Athènes.
ROUGEBIEF. Vaccination antituberculeuse en Algérie.
BERNARD (Noël). Vaccination antituberculeuse en Indochine.
REMLINGER et BAILLY. Sur l'innocuité pour le Cobaye.
BROOCQ-ROUSSEAU, URBAIN et BAROTTI. Étude des Teignes du Cheval.
SANARELLI. Identité entre Spirochètes et bacilles fusiformes.
WOLLMANN. Recherches sur la bactériophagie.
JAKHNIS (B.). La prémunition des nouveau-nés par le B. C. G.
MAZÉ. La nutrition minérale de la cellule vivante et les vitamines, etc.

ARCHIVES DE BOTANIQUE, par VIGUIER, t. I, n° 4, 1927.

- LITARDIÈRE (R. DE). Sur la répartition des *Eufestuca* dans l'Afrique du Nord.
FREMY. Une Stigonémée nouvelle : *Hyphomorphe Perrieri*.
THÉRIOT. Deux Mousses nouvelles.
PERRIER DE LA BATHU. Les genres *Illegera* et *Antiaria*.

COTON ET CULTURE COTONNIÈRE, t. II, fasc. 2, mars 1927.

- ETESSE. Coton en Nouvelle-Calédonie.
BOONE. Coton au Queensland.

LUCKY. Flétrissure (Wilt) en Égypte.
DAGAUD et HEIM DE BALZAC. Coton dans les industries chimiques.

RIZ ET RIZICULTURE, juillet 1927.

DUNSHEE. Rice Growing in California.
TRAN VAN HEVA. Rice Growing en Cochinchine.
REYMER. Irrigation à Madagascar. Repiquage.
HEIM DE BALZAC. Biologie.

JOURNAL DE LA STATION AGRONOMIQUE DE LA GUADELOUPE,
1926, VI.

FABRE. Trypanosomiase.
LEVADITI et KLAARENBEER. Prophylaxie des Trypanosomiases.
MAIN. Engrais.
MARTIN. Canne à La Réunion.

BULLETIN AGRICOLE, juillet 1927.

Section des Végétaux nuisibles.
Maladie verrueuse de la Pomme de terre.
Produits insecticides.
Mildew de la Pomme de terre. *Mildew* du Houblon, de la Betterave, de la Vigne.

TROPICAL WOODS, n° 8, décembre 1926.

Tropical Arboretum in the canal zone.
Termite resistance tests at Panama.
Three new species of central american trees.
A new *Albizia* of british Honduras.
Promoting forestry in Brazil.
« Amarg » for interior trim and flooring.
Some *Ilex* Woods without Spiral elements.
The *Manwood* of Panama.
The wood of *Saurauia villosa* de Candolle.
The Wood of *Krugiodendron ferreum* (Vahl) Urban.
The Wood of *Kaberlinia spinosa* Zuccarini, etc.

ECOLOGY vol. VIII.

PHILIPPS (J.). Mortality in the flowers, fruits and young Regenerations of Trees in the Knysna forests of South Africa.
WEAVER. Some ecological aspects of agriculture in the Prairies.
SHANTZ. Drought resistance and soil moisture.
JUVELL. Aquatic biology of the Prairie, etc.

« ACTA BOTANICA » DE L'UNIVERSITÉ DE ZAGREB. IZV JESCA, 1925.

GJURASIN (S.). *Mycogalopsis retinospora*, nova gen. et nova sp., et son développement.
HORVAT (J.). Development and affinities of the Fern Cheilanthes.
KORIC (V.). Die Mycorrhiza bei einigen Thymelacaceen.
JURISIC (P.). Die Geschwindigkeitsänderung des Protoplasmästromung in den Pflanzenzellen.
ARNOLD (Z.). Peklohypothese über den mykogenesen Ursprung des Aleurons.
EREГОVIC (A.). La végétation des lithophytes sur les dolomites en Croatie.
BOSNIAK (R.). Contribution à la connaissance de la flore de Psanj, sud-ouest de la Slavonie.

PISPEK (A.). Contribution à la connaissance des Mucorinées du sol de Yougoslavie.

JAPANESE JOURNAL OF BOTANY, III, n° 3.

LOO (T.-L.). On the mutual Effects between the plant Growth and the change of reaction of the nutrient solution with Ammonium Salts as the source of Nitrogen.

MÄKAWA (T.). The Intersexualism of *Arisaema japonica*, Pl. VII et VIII.

STOW (I.). A cytological Study on Pollen sterility in *Solanum tuberosum*, Pl. IX, 48 figures dans le texte.

NISIKADO (Y.). Studies on the Rice Blast Disease.

SAKAMURA (T.). Weitere Studien über die moderierende Rolle der organischen Salze und des Phosphates bei der Kultur von *Aspergillus niger* (2 fig.).

UNIVERSITÉ OF MINNESOTA

BUSHNELL (J.). The relation of temperature to Growth and Respiration in the Potato Plant (*Univ. of Minnesota, Agr. exp. Stat*, déc. 1925, Bull. 34

HILDRETH. Juin 1926. (Voir plus loin.)

STEIMNETZ. Juin 1926. (Voir plus loin.)

REVISTA DE LA FACULTAD DE AGRONOMIA Y VETERINARIA,
Juin 1926, extr. II, t. V. Buenos-Ayres, 1926.

MILLAN (Anibal R.). Notas criticas sobre las Nicotianas de Flora argentina.

NOTULÆ SYSTEMATICÆ EX INSTITUTO CRYPTOGAMICO HORTI
BOTANICI PRINCIPALES U. S. S. R.

KOSSINSKAJA. De Petalonemate, sectione Scytonematis monographia.

ELENKIN. De *Sokolovia neumaniae* mihi n. sp. et gen. Cyanophycearum.

ANNALES D'ESSAIS DE SEMENCE

Jardin botanique de l'U. R. S. S., Léningrad, IV, 1926.

BOLSSUNOV. Zur Frage über die Möglichkeit Kulturrübenvarietäten nach deren Samen zu unterscheiden.

GRIMM (M.). Methoden zum Erhalten die Reinbestimmung von Samen.

DOROGIN (G.). Notwendigkeit die Samen auf die Pilzparasiten bei der Samenkontrolle zu untersuchen, etc.

MORBI PLANTARUM SCRIPTA, redacta a A. S. Bondarzev, XV, 1926.

BONDAZEV MONTEVERDE, n° 1 *Phytophthora infestans* auf Tomata, etc.

KURSANOV, n° 2. *Ustilago Tritici*, etc.

BURGWITZ, n° 3. Wasserfäule der Tomaten fruchte, etc.

EREMEJEVA, n° 4. Beobachtung über des acidum Stadium des Wembrannrostes *Puccinia triticina*, etc.

BULLETIN DU JARDIN BOTANIQUE PRINCIPAL DE L'U. R. S. S.,
par KOMAROV, XXVI.

DANILOV, liv. 1. *Isaria virescens*, etc.

BASILEVSKAJA, liv. 2. Vegetation inder southeastern part of the sand desert Karakum.

ROSHEVITZ, liv. 3. La péninsule Kamtchatka comme centre local d'indéfensio du genre *Poa*, etc.

ILJNSKI, liv. 4. On vegetative reproduction and phylogenie of some species of *Cardamine*, etc.

ACTA SOC. POLONIÆ

Vol. I, n° 1, 1923 :

BOGUMIL PAWLowski. Notices floristiques sur le Tatra (résumé allemand).
SZYMKIEWICZ (D.). Sur l'importance du déficit hygrométrique pour la physiologie écologique (en français).

SIEMASZKO (W.). Fungi caucasici novi vel minus cogniti.
WOYCICKI (Z.). Pollen des Malvacées (en français).

KOCCEJOWSKI (W.). Genre *Alectophorus* et son adaptation biologique.

WLADEK (J.). Quelques calculs concernant certaines propriétés de la cellule, etc.

Vol. I, 1924 :

SRAFER (W.). Étude sur les espèces de *Cratægus* de Pologne (résumé allemand).

SZYMKIEWICZ (D.). Études climatologiques, I-III (en français).

WOŁOSZYNSKA (J.). Javanische Süsswasserperidinien.

SZAFLER (W.). *Prunus acida* sauvage en Pologne.

Vol. II, 1924, n° 1 :

LILIENFEIDOWNA (F.). Vererbungsstudien an *Dianthus barbatus* zweiter Teil.

MOTYKA (J.). Flore lichénologique du Tatra (résumé français).

GOLINSKA (J.). Sur la tubérisation des Pommes de terre cultivées des boutures (en français).

N° 3 :

LIPSKA (J.). L'action des cations comme moyen de constater le degré de parenté entre les six espèces de *Citromyces*.

JAROCKI (J.). Myzomycètes de la forêt de Bialowiezic.

Vol. III, 1925, n° 1 :

LIPSKA. Influence des races de levure sur la fermentation (vins de fruits).

PAWLowski et STECKI. Découverte du *Sibbaldia* dans le Tatra.

GOLINSKA. Croissance du fruit des Concombres, etc.

N° 4 :

LUBLINEROWNA. Ueber die Plastiden in der Eizelle von *Podophyllum peltatum*, etc.

Vol. III, 1926, n° 2 :

LIPSKA. Conditions biologiques de la production de glycérine, etc.

Vol. IV, 1926 (Numéro supplémentaire) :

MICZYNski. Études génétiques sur le genre *Aegilops*.

MÉMOIRES SÉPARÉS

AMADORI (L.). Una specie nova di *Rhizopus* (*R. intermedium Amadori*) (Soc. Toscana di Scienze Naturali Pisa, vol. XXXVIII, 2 pl.).

— L'azione dell' jodis metallico sulle plante (*id.*, Processi verbali, vol. XXXV, n° 4).

ARBER (Agnès). Studies in the Gramineæ I the flowers of certain Bambusaæ (*Ann. of Bot.*, XL, 1926).

BACHRACH (Eudoxie). La destruction des matériaux de construction envisagée au point de vue biologique (*Rev. Chambre syndicale des entrepreneurs de maçonnerie de la Ville de Paris et la Seine*, 1927).

BACHRACH (Eudoxie). Facteurs déterminant l'accoutumance du Bacille lactique. Température (*Journ. Physiol. et Pathol. générale*, XXIV, n° 4).

BEDELIAN (J.). Experimentelle Untersuchungen über Pflanzentropismen (en russe, résumé allemand) (*Institut des Soc. et Arts de la République d'Arménie, Erevan*).

BLARINGHEM (L.). Sélection du Lin (*Rev. bot. appliquée et d' Agr. col.*, 1926).

— Sur l'héritéité de la panachure de la Lininaire annuelle.

— Caractère acquis et sélection (*Extrait des Annales de l'Université de Paris*, n° 5, 1926).

- BLARINGHEM (L.). Nouveaux hybrides d'*Aegilops* et de *Triticum* (*Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, t. LX, fasc. 3).
- BOSE (SIR JAGADIS CHUNDER). Physiologie de l'ascension de la Sève (trad. Nicolas Dencker), 1927, Gauthier-Villars.
- La physiologie de la photo-synthèse (trad. J. et M.-L. Dufrenoy). Préface de M. Mangin, directeur du Muséum.
- BOIS (D.). La végétation des environs de Cherbourg (*Rev. hist. nat. appl.*, n° 12, déc. 1924).
- BOYCE (D. Ezell) et CRIST (John W.). Effect of certain nutrient conditions on activity of Oxidase and Catalase (*Agric. exp. stat. Michigan Station. Michigan state College of Agriculture and applied science. Technical. Bull.*, n° 78, mai 1927).
- BROWN (Isabel M. P.). A note on *Calamostachys tuberculata* (*New Phytologist*, vol. XXIV, n° 5, 1925).
- BROWNE (Isabel). A new theory of the morphologie of the Calamarian cone (*Ann. Botany*, 1927).
- CHALAUD (Germain). Le stade protonémique et le stade de première jeunesse de *Fossombronia pusilla* (*Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*).
- Valeur morphologique des feuilles du *Fossombronia* (*Bull. Soc. hist. nat. de Toulouse*, t. LIX, 1926).
- CHEMIN (E.). Le Fucus vasicole de la baie de Terrénès (*Rev. algologique*, n° 2, juin 1925).
- Algues marines recueillies à Concarneau 1927 (*Assoc. fr.*, 1926).
- Flore algologique de Luc-sur-Mer (*Soc. Linnéenne de Normandie*, 1927).
- CHEVALIER (A.). Les origines du Tabac et les débuts de sa culture dans le monde (*Rev. intern. des Tabacs*, 1927).
- CHODAT (Fern.). Recherches expérimentales sur la mutation chez les Champsignons, 144 p., 11 pl. (*Bull. Soc. bot. Genève*, vol. XVIII, 1926).
- CHODAT (R.). La placentation et les enchaînements des plantes vasculaires.
- CHODAT et GUHA. La pollinisation et les réponses électriques du pistil (*C. R. des séances Soc. Phys. H. Nat. de Genève*, 1926).
- CLEMENTS (Fred. E.). Research en Ecology (*Carnegie Instit. of Washington*, n° 25, 1925-26).
- CODAZZI RECARDO LLERAS. Notas geográficas y geológicas (*Colombia Biblioteca del Museo national*, 1926).
- COLIN (H.) et CUGNAC (A. DE). Les levulosanes des Graminées : graminine et triticine (*Bull. Soc. chimie biolog.*, VIII, juillet 1926).
- COMBES (Raoul). La vie de la cellule végétale, 16 figures. Collection Armand Colin, 1927, n° 96.
- DAVY DE VERVILLE et OBATON. Les mouvements d'ouverture et de fermeture des fleurs (*Rev. gén. sc.*, 15 nov. 1926).
- DICKINSON (S.). Experiments on the Physiology and Genetics of the Smut Fungi. Hyphal Fusion (*Proceed. of the Royal Society B.*, vol. CI, 1927).
- DICKINSON (Sydney). A Method of isolating and handling individual Spores and Bacteria.
- DUCOMET et FOEX. La maladie verruqueuse de la Pomme de terre (*Inst. des rech. agron.*, 1926).
- FOEX (E.). Des facteurs qui assurent la sensibilité et la résistance aux rouilles des Céréales (*Assoc. avanc. sc. Grenoble*, 1925).
- Les maladies du Châtaignier (*Premier Congrès national de la Châtaigne*, 1926).
- FRITEL (P.-H.). Contribution à l'étude de la flore londinienne de Belleau (Aisne) (*Bull. Soc. géol. France*, S. 4, t. XXVI, pl. XV, 6 fig.).
- GUILLIERMOND (A.). Recherches sur l'appareil de Golgi et ses relations avec le vacuome (*Archives d'Anatomie microscopique*, t. XXIII, 1^{er} fasc., mars 1927).
- Sur la réversibilité des formes du vacuome observée au cours de la plasmolyse (*Assoc. franc. p. avanc. des sciences*, Lyon, 1926).
- Observations vitales sur l'instabilité de formes des mitochondries et sur leur permanence (*Bull. biol. France et Belgique*, t. LXI, 1^{er} fasc., 1927).
- Nouvelles recherches sur la structure des Cyanophycées (*Rev. générale de bot.*, t. XXXVIII, p. 129, 1926).

- HAGÈNE (Ph.). Note sur la structure d'une Sigillaire cannelée du terrain houiller inférieur de Lancashire (*Annales Soc. géol. du Nord*, t. I, 110, 1925, 1926).
- HEINTZE (A.). Phylogenie der Cormophyten Lund, 1927.
- HILDRETH (A. C.). Determination of Hardiness in Apple Varieties and the Relation of some Factors to cold Resistance (*Minnesota*, juin 1926, n° 42).
- HOUARD. Les collections cécidologiques du labor. d'entom. du Mus. d'hist. nat de Paris. I. Galles de l'Amérique tropicale (*Marcellia Rivista internazionale di Cecidologia*, vol. XXIII, 1926, de Trotter Portici Napoli, p. 95-123, 67 fig.). — II. Galles de l'Asie orientale (Inde, Indo-Chine, Chine) (*id.*, p. 3-81, 192 fig.).
- Collections cécidologiques du laboratoire d'entomologie du Muséum de Paris : Galles de la Guyanne française, de l'Europe occidentale, de l'Afrique équatoriale française (Gabon, Cameroun) (*Marcellia*, XXI et XXII).
- INGÉNIEURS AGRONOMES. Les problèmes agricoles (*Instit. nat. agron.*, 1926).
- JANET (Charles). Essai de schématisation des noyaux atomiques (mai, 1927).
- KARBUSH (Saïd). Recherches cytologiques sur la résistance des Céréales à la Rouelle jaune (*Puccinia glumarum*), Paris, Jouve, 1926.
- KIESSELBACH (T.-A.) et PELTIER (George L.). The differential reaction of Strains wikit a variety of Wheat to physiologic Forms of *Puccinia Graminis Tritici* (*College of Agricul. University of Nebraska. Agric. experim. stat. Research Bull.* 39).
- KOPP (A.). La Mosaïque de la Canne à sucre. Son apparition aux Antilles (*Stat. agron. de la Guadeloupe. Bull. techniq.*, n° 1, 1926; *Rev. bot appl. et d'Agron. col.*, t. V, n° 46 et 47).
- LENOIR (Maurice). Évolution des chromatines ; leurs rapports entre elles et avec la cinèse (*Archives de morphologie générale et expérimentale*, 1926).
- LEMESLE (Robert). Contribution à l'étude de la composition floristique des prairies et pâtures de la région du Lautaret (*Annuaire Soc. franc. d'économie alpestre*, VI, 1926-27).
- LUQUET (Aimé). Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne, Saint-Dizier, 1926.
- MAIGNON. Éloge de Jean-Baptiste-Auguste Chauveau (1927).
- MARTENS (P.). L'Autogamie chez l'Orchis et chez quelques autres Orchidées (*Bull. Soc. roy. bot. de Belgique*, t. LIX, 1^{er} fasc, 1926).
- MARTOUNI (E. DE). Traité de Géographie physique. Tome I. Biogéographie avec la collaboration de M. Auguste Chevalier et L. Cuénod.
- MAYLIN (M.). Institut de céréaliculture et la Société coopérative bolonaise. — Graniculture Rati.
- MESLIN. Notes diverses : *Cordyceps*, *Ricciella*. Excursion botanique (Manche) (*Soc. Linnéenne de Normandie*).
- MORRIS et CRIST. The influence of Reactions of Culture Medium on Growth of Strawberry Plants (*Agricultural Experiment Station Michigan State College of Agriculture and Applied Science. Technical Bulletin*, n° 77, mai 1927).
- MOUREU (Ch.). Discours et conférences sur la science et ses applications, 1927, Gauthier-Villars.
- NOBECOURT (P.). Contribution à l'étude de l'immunité chez les Végétaux, Lyon, 1927.
- NICOLAS (G.). Hybridations naturelles dans le Blé.
- NICOLAS et DURAND (J.). Champignons récoltés dans une plâtrière de l'Ariège (*Bull. Soc. hist. nat. de Toulouse*, t. LIV, 30 mars 1926).
- Notes de tératologie végétale (8^e note) (*Bull. Soc. hist. nat. Afrique du Nord*, 15 déc. 1925).
- Un siècle d'enseignement agricole. Les Instituts agricoles des Facultés, Toulouse, 1926.
- Les Hépatiques de la région toulousaine (*Labor. de bot. de Fac. sc. de Toulouse*, 1927). — Nouvelle Pezize vivant parmi la thalles de *Lunakeria* (*Humaria Nicolai Maire*) (*Soc. Hist. nat. Toulouse*). — Anatomie de la feuille de Blé et ses rapports avec la résistance de rouille (*id.*). — Amélioration de la production du blé dans le Sud-Ouest. (*Union centrale agricole*, 27 mai 1927).
- NICOLAS et AGGERY (M^{me}). Maladie bactérienne de l'Épinard (*Rev. de pathol.*, 1927 : *Helorosporicum* parasite de l'Oignon).

- PASSELÈGUE. Les concasseurs à noix de Palme. Préface de Max Ringelmann. Introduction de M. Prudhomme.
- PELTIER (George L.), KING (C. J.), RAYBURN W. SAMSON. *Ozonium Root Rot* (*United States of Agriculture. Department Bull.*, n° 1417, août 1926, 18 figures en planches).
- PIERRE (Jean). Théorie de la vie. La descendance, 238 p., 26 fig., Alcan.
- POPESCO. Recherches sur la région absorbante de la racine (*Bulletin. Agriculture*, vol. IV, nos 10-12, 1926, n° 96).
- RANKIN HOWARD. Mosaic of Raspberries (*New-York State Agr. exp. Station*, Geneva, mars 1927, Bull. 543).
- REGE (R. D.). Biochemical de composition of cellulosic materials, with special reference to the association of fungi (*Annals of applied Biology*, XIV, n° 1, févr. 1927).
- RIGNANO (Eugenio). Qu'est-ce que la vie? (*Bibl. de philosophie contemporaine*, 1926).
- RIPERT (J.). Culture de la Menthe Franco-Mitcham (*Travaux de l'Office nation. des mat. prem. végétales*, 1926).
- ROMELL LARS-GUNNER. Ueber die Bedingungen des Kohlensäuretransports zu den Chloroplasten.
- SAUVAGEAU (C.). Sur l'alternance des générations chez le *Carpomitra* (*Bull. Soc. biol. Arcachon*, XXIII, 1926).
- Problemerde *Giraudya* (XXIV, 1927).
- *Fucus lutarius* (id.).
- SENS (G.). Études sur la biologie des Mousses de la région de Toulouse (*Bull. Soc. hist. nat. de Toulouse*, t. LIV, 1926).
- SHEAR (C. L.) and DODGE (B. O.). Life histories and heterothallism of the red Breade mold fungi of the *Monilia sitophila* group (*Journ. of agric. research.*, 1927, juin, vol. XXXIV, n° 11).
- SMITH (HENDERSON). Recent Work on Virus Diseases in Plants (*Proceedings of the Royal Soc. of Medecin*, 1927, XX. Sect. of Pathology, p. 11-18).
- STEINMETZ (F.). Winter Hardiness in Alfalfa Varieties (*id.*, Minnesota, juin 1926, n° 38).
- THONE (Frank). Plant physiology at the Ithaca Congress (*Plant Physiology*, I, n° 4).
- VANDENDRIES (René). Les mutations sexuelles. L'hétérohomothallisme et la stérilité entre races géographiques de *Corpinus micaceus* (Bruxelles, 1927).
- VIALA (P.) et MARSAIS (O.). Sclériase des raisins (*Ann. Inst. agron.*, II, 1927, 64 p., 52 fig.).
- WOLF. Zur Physiologie des Wuzelpilzes von *Neottia Nidus avis* und einigen grünen Orchideen (*Basel Inaugural Dissertat.*, 1926).

SUPPLÉMENT

- Bois. Concerning the sterility of Phanogamic Plant (*Mem. of the hortic. Soc. of New-York*, juillet 1927).
- Notice sur Léon Diguet (*Bull. Soc. Acclim.*, 1926, n° 11).
- JANET (Ch.). Constit. ortho-frontique des êtres vivants, 1925.
- LECOMTE (E.). Camus (G.), 1852, 1915, 1927.
- LITARDIÈRE (R. DE) et MALCUIT (G.). Contribution à l'étude phytosociologique du littoral du Boulonnais (*Archives de bot.*, t. I, n° 7, 1927).
- MAGROU (J.) et M^{me} MAGROU (M.). Recherches sur les radiations mitogénétiques (*Bull. d'histol. appliquée*, t. IV, p. 253-262, 1927; *C. R. Acad. sc.*, t. CLXXXIV, p. 905).
- PELTIER (G.) et THIEL (A. F.). Stemrust in Nebraska (*Colleg. of Agric. Univ. of Nebraska. Exp. Stat.*, Bull. 42, juillet 1927).
-



TABLE DES MATIÈRES CONTENUES DANS CE VOLUME

Étude biologique de l' <i>Hypnum triquetrum</i> . Relations entre la Morphologie, la Physiologie et l'Écologie d'une espèce végétale, par M. L. PLANTEFOL.....	1
Recherches sur les relations du Pin sylvestre et du Bolet granulé, par J. COSTANTIN et L. DUFOUR.....	271
Un programme pour la lutte contre la dégénérescence des Pommes de terre, par J. COSTANTIN.....	281
Contribution à l'étude des phénomènes sexuels chez les Ustilagineuses, par S. S. KHARBUSH.....	285
La cure d'altitude, son emploi et son efficacité en pathologie végétale. Essai d'une théorie de ce phénomène, par J. COSTANTIN.	299
Publications reçues en 1927.....	1

1126-12-27. — CORBEIL. IMPRIMERIE CRÉTÉ

